ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 81

12

ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"

1996

УДК 58 : 061.231(09)

© Р. В. Камелин

80 ЛЕТ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

R. V. KAMELIN. 80 YEARS TO THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Публикуется доклад, прочитанный на заседании Совета РБО 21 декабря 1995 г., посвященном 80-летию РБО.

21 декабря 1915 г., ровно 80 лет тому назад, в Петрограде закончил работу Учредительный съезд Русского ботанического общества (официально — Съезд представителей русских ботанических учреждений). Именно 26 ботаников, непосредственно участвовавшие в его работе, и создали наше Ботаническое общество, приняли первый его устав и избрали временное бюро из 5 членов во главе с Иваном Парфеньевичем Бородиным для руководства работой по принятию новых членов и проведению Чрезвычайного собрания Русского ботанического общества. В бюро вошли выдающиеся ботаники, сыгравшие огромную роль в дальнейшей судьбе общества, — Н. А. Буш, В. Л. Комаров, С. П. Костычев, В. Н. Сукачев.

Когда я готовил небольшую юбилейную публикацию в «Ботаническом вестнике»,[1] я не мог не обратить внимание на то, что многие детали в истории создания Общества и последующих периодов его существования рисуются разными исследователями по-разному. К сожалению, для воссоздания подлинной истории Общества, как мне сейчас представляется, не хватает материалов, причем не только и не столько архивных, сколько человеческих, личностных свидетельств. Поэтому, разумеется, то, что я хочу бегло вспомнить из истории существования нашего Общества, конечно, не будет беспристрастным и протокольно документированным.

В 1965 г., когда Общество справляло свой 50-летний юбилей, А. А. Юнатов обратился к предыстории Общества и совершенно справедливо указал на то, что оно имело предшественников, среди которых он особенно выделил Ботанико-географическую подкомиссию Почвенной комиссии Вольного экономического общества (существовавшую с 1908 г.) и Геоботаническую комиссию Докучаевского почвенного факультета (созданную 20 февраля 1915 г.). И это действительно так, поскольку в них работали те же ученые, которые стали в 1915 г. членами-учредителями Русского ботанического общества (а главою этих научно-общественных учреждений был И. П. Бородин). Но справедливости ради отметим, что именно эти же ученые (и не только петербуржцы) были и активными деятелями Ботанического отделения Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей, которое также было предшественником РБО (а председателем его также был И. П. Бородин). А. А. Юнатов отметил также, что в консолидации сил русских ботаников (и добавлю: в активном приобщении их к формам деятельности именно общественным, а не строго научным) огромную роль сыграли Н. И. Кузнецов (в создании общерусского ботанического журнала сначала в форме «Трудов Ботанического сада Юрьевского университета», а затем «Вестника русской флоры»), Б. А. Федченко и А. Ф. Флеров (в создании

---

[1] Камелин Р. В. 80 лет Русскому ботаническому обществу // Бот. вестн. 1995. № 3. С. 1—2.



Участники учредительного съезда Русского ботанического общества (20—21 декабря 1915 г.).

Слева направо: стоят — А. В. Фомин, В. И. Талиев, Б. А. Келлер, Б. А. Федченко, А. Г. Генкель, Б. Б. Гриневицкий, В. Н. Любименко, Е. Ф. Вотчал, Г. А. Надсон, Р. Э. Регель, В. К. Варлих, В. Л. Комаров, Б. Л. Исаченко, П. И. Мищенко, В. Н. Сукачев, А. А. Рихтер, Н. А. Наумов; сидят — Н. В. Цингер, В. Ф. Хмелевский, С. П. Костычев, Х. Я. Гобн, И. П. Бородин, Н. А. Буш, С. И. Ростовцев, Д. Н. Прянишников, Ф. В. Бухгольц.

«Русского ботанического журнала»). И это столь же справедливо! Несомненно, что идея общественного объединения русских ботаников и идея общего журнала носились в воздухе.

Лично для меня бесценным свидетельством предыстории Ботанического общества являются некоторые замечания Н. А. Буша, безусловно лучше, чем более молодые, знавшего и прочувствовавшего период создания Общества. В одной юбилейной заметке в 1939 г. Буш упомянул, что еще в 70-е годы прошлого века был опыт, правда, неудачный, совместного издания ботанических трудов всех русских обществ естествоиспытателей (тогда их было 5).

Н. А. Буш начинает отчет о деятельности общества за 1915—1934 гг. следующими прекрасными словами: «Иван Парфеньевич Бородин, обладавший даром привлекать сердца людей и объединять вокруг себя и молодежь, и стариков, людей, совершенно различных между собой по характеру, наклонностям и вкусам, человек высокой культуры и громадной эрудиции, следивший за успехами во всех отраслях ботаники, естественно, лелеял задолго до учреждения Ботанического общества мечту о создании объединения всех ботаников нашей Родины и об издании объединяющего печатного органа. **Не без его ведома и согласия** (выделено мною. — *Р. К.*) киевские ботаники С. Г. Навашин, Е. Ф. Вотчал и А. В. Фомин обратились с известным циркуляром о необходимости организации Русского ботанического общества...». Мне думается, что так оно и было! Обращение киевских ботаников датировано 28 июня 1915 г. Согласие общего собрания Академии наук на создание Общества датировано 2 июля 1915 г. — через 3 дня! Обращение же, разосланное более чем 100 ботаникам, имело отрывной бланк с заявлением на имя И. П. Бородина с просьбой созвать съезд представителей в Петрограде. Ботаниками оно было поддержано. Осенью 1915 г. Отделением ботаники Петроградского общества естествоиспытателей были созданы две комиссии — по выработке устава и по разработке программы и правил журнала. В них под председательством И. П. Бородина работали Н. А. Буш, Л. А. Иванов, В. Л. Комаров, С. П. Костычев, Г. А. Надсон, А. А. Рихтер и В. Н. Сукачев.

Уже упомянутый съезд удалось собрать 20—21 декабря 1915 г. Представителей было избрано 37, в работе приняли участие 26 человек (см. рисунок), представлявших Петроград, Москву, Киев, Харьков, Варшаву, Ригу, Юрьев, Воронеж, Новочеркасск, Одессу, Батум, Новую Александрию. Казань, Томск и Сухум представлены не были.

Временное бюро, избранное на этом съезде, провело утверждение устава в Академии (3 марта 1916 г.), приняло много новых членов и, главное, начало печатание «Журнала Русского Ботанического Общества», первая книжка которого и была роздана на Чрезвычайном и Годичном собрании Общества в Москве 16—19 декабря 1916 г. На этом собрании было избрано первое Правление Общества. Президентом стал И. П. Бородин, почетным президентом — А. С. Фаминцын, товарищами президента — С. Г. Навашин и В. И. Палладин, главным секретарем — Н. А. Буш, членами Совета — В. Л. Комаров, С. П. Костычев, В. А. Траншель, казначеем — В. Н. Сукачев. Они же составили и редакцию журнала. На этом собрании было установлено, что отдельные научные центры должны иметь в правлении обязательное представительство. Созданы были и две первые комиссии Общества — флористическая и по стационарному изучению растительности. Началась регулярная работа Общества. Издавался журнал, причем все корректуры читал сам И. П. Бородин, он же вел разделы «Библиография» и «Личные известия». По-видимому, он же сам завел типографию и закупил бумагу, которой хватило и на лихие годы гражданской войны. Исключительно важно, что активно работали отделения Общества в Томске (с февраля 1917 г.), Москве, Тифлисе (Кавказское), Новочеркасске, созданные в 1917—1918 гг. отделения в Перми, Казани, Воронеже, Ташкенте. В октябре 1917 г. в Саратове было создано Д. Э. Янишевским, В. Р. Заленским и Н. И. Вавиловым самостоятельное Ботаническое общество Юго-Востока (в 1921 г. ставшее автономным отделением РБО). Некоторые отделения (в Томске, Новочеркасске, Москве) начали издавать свои журналы. Как только наметилось окончание гражданской войны, началась подготовка общего годичного собрания, превратившегося в Первый Всероссийский съезд ботаников в Петрограде (25 сентября—5 октября 1921 г.). В его работе приняли участие около 350 человек, многие делали не по одному сообщению. Был издан дневник съезда. На съезде наиболее яркими были сообщения В. Л. Комарова («Смысл эволюции», «Меридиональная зональность организмов»), Н. И. Кузнецова («Естественная система цветковых растений и дальнейшие задачи ее разработки»), Б. М. Козо-Полянского («Теория симбиогенезиса и временная гипотеза пангенезиса»). Выявилось немало и новых имен. И. П. Бородин на заседании Академии наук сделал следующее обобщение: «Съезд своей дружною многосторонней и интенсивной работой произвел на всех его участников самое отрадное впечатление. Он наглядно показал скептикам, что страна хорошо и надолго обеспечена, по крайней мере в области ботаники, научными силами, что старики сеяли недаром и не на бесплодную почву». Следующие два съезда — Второй (в Москве, в 1926 г.) и Третий (в Ленинграде, в 1928 г.) — еще более укрепили Общество. На Втором съезде работало 556 человек (389 докладов), на Третьем — 926 (365 докладов). На Втором съезде особенно выделялись доклады Г. А. Левитского («Гено- и кариотипические изменения в процессе эволюции»), В. Н. Сукачева («Опыт экспериментального изучения борьбы за существование»), В. И. Талиева («Проблема видообразования и ботаническая география»). Впервые обнародовали свои теоретические разработки Н. П. Кренке («Конструктивные моменты формообразования»), Н. М. Гайдуков («О компликациях и конвергенциях»). На Третьем съезде Д. Н. Прянишников блестяще продемонстрировал единство синтеза белков у растений и животных, Н. И. Вавилов выступил с докладом «Географическая изменчивость», В. Л. Комаров — с оригинальной разработкой «Цикл развития как источник эволюции», В. И. Талиев — с ярким полемическим докладом «О закономерностях в эволюционном процессе», а еще ведь и А. Г. Гурвич с его «митогенетическими лучами».

Действительно, ботаника развивалась очень динамично, об этом свидетельствовала деятельность Общества. Общество сыграло огромную роль в создании Геоботаничес-

кого бюро, а затем в созыве Первого Всероссийского совещания геоботаников (3 мая 1924 г.) с его детищем — вневедомственным Геоботаническим комитетом при Обществе. (Создание комитета, видимо, было ошибкой — его следовало сделать государственным, но мобилизация геоботаников на работы на благо страны реально произошла). Именно в этот период Общество широко развернуло работу по организации самостоятельных экспедиций (от Ленинградской области до Алтая — вот их размах).

Но в 1929 г. И. П. Бородина настиг удар, а 5 марта 1930 г. он скончался. **«Бородинский период» Общества закончился**. В 1930 г. президентом был избран В. Л. Комаров (фактически он приступил к этой деятельности в октябре 1929 г.). В том же 1930 г. он был избран вице-президентом Академии наук. Годы президентства В. Л. Комарова совпали с резким упадком (и даже кризисом) работы Общества. Сейчас это, конечно, кажется странным, однако на то были объективные причины. Во-первых, в 1927 г. в уже советском уставе Академии наук научные общества предусмотрены не были; защищать их в условиях только что состоявшегося разгрома таких общественных структур, как Бюро краеведения и большая часть обществ по изучению «местного края», по-видимому, было совершенно невозможно. Во-вторых, именно вице-президенту Комарову скорее всего пришлось спасать саму Академию наук как государственную научную организацию (а для этого безопаснее было отказаться от обществ). С 1930 по 1933 г. делались попытки зарегистрировать Общество заново, оно дважды меняло устав, лишилось штатных сотрудников, а без субсидий-то существовало уже давно. Более того, от Общества уже был отделен журнал (он стал «Ботаническим журналом СССР», издававшимся на средства Наркомпроса). Наконец, в 1932 г. его «выкинули» из помещения в Ботаническом музее АН (и оно нашло приют в Географическом обществе). По уставу, принятому в 1933 г., Общество переходило в Наркомпрос. Практически с конца 1931 до осени 1934 г. Общество почти не работало, отделения его перестали существовать или, как Томское, перешли в качестве отделений во Всероссийское общество естествоиспытателей (эфемерное образование, кем-то, конечно, придуманное и, скорее всего, в противовес Академии), а затем — в университетские общества естествоиспытателей (испытателей природы). В возобновившемся в конце 1934 г. Обществе насчитывалось 228 человек. С 1935 г. В. Л. Комаров, оставшийся председателем правления, видимо, передал дела по Обществу Н. А. Бушу, избранному заместителем председателя. С 1934 г. оно стало называться государственным «Всероссийским ботаническим обществом», которому разрешалась деятельность на всей территории СССР, но без права открывать отделения за пределами РСФСР. Надо сказать, что Украинское ботаническое общество было разгромлено еще в 1929 г. (оно было самостоятельным).

После 1934 г. началось медленное восстановление работ Общества. Важно отметить, что переход в Наркомпрос инициировал два специфических раздела работы Общества: работу по общественному просмотру учебников и деятельность культурно-просветительной секции. В 1939—1940 гг. вновь были организованы некоторые отделения (Саратовское, Юго-Восточное, Киевское, Одесское). К 1941 г. в Обществе было 482 члена. Война еще раз прервала работу по восстановлению Общества. Многие ботаники оказались на фронтах, многие — бедствовали в эвакуации, немало их погибло. Журнал, правда, выходил, в чем огромная заслуга С. Ю. Липшица. Но во время войны созрело и сознание необходимости Общества. Во всяком случае уже в июне 1945 г. в Ленинграде один из учредителей Общества В. Н. Сукачев собрал членов Общества, принявших решение возобновить его работу. Еще через пару месяцев начало работать Московское отделение (из Саратова вернулся Н. А. Максимов), а 6 декабря 1945 г. Общество осталось без президента — умер В. Л. Комаров.

18—19 июня 1946 г. на Чрезвычайном собрании, организованном Б. К. Шишкиным (В. Н. Сукачев отсутствовал), было избрано новое правление Общества. Президентом стал В. Н. Сукачев, вице-президентами — Н. А. Максимов и Б. К. Шишкин, ученым секретарем — В. Б. Сочава. Именно на этом собрании было решено просить: числить Общество в Отделении биологических наук АН СССР и принять название

«Всесоюзное ботаническое общество при Академии наук СССР». Отделение ответило согласием, правление начало составлять новый устав, а позднее В. Н. Сукачев призвал членов Общества готовить новый съезд. Он состоялся уже в 1950 г. и был делегатским. К тому времени были организованы заново некоторые отделения Общества, заново начали выходить труды Общества, встал вопрос и о возвращении Обществу его журнала. По каким-то причинам съезд тоже прошел без В. Н Сукачева, но, разумеется, он был вновь выбран президентом. Видную роль на съезде сыграли: в организации — Б. К. Шишкин и В. Б. Сочава, а в определении самого направления работы Общества — П. А. Баранов (выступивший с докладом «Теоретические основы продвижения новых культур в северные и высокогорные районы») и Е. М. Лавренко (представивший программный доклад «Геоботаника — на службу народного хозяйства СССР»), которые очень удачно предвосхитили следующий этап крупномасштабной деятельности Общества. Уже в следующем 1951 г. Общество целиком включилось в государственные работы по «Сталинскому плану преобразования природы», проведя особое делегатское совещание (фактически съезд) с изданием 4 выпусков, содержащих программы работ по полезащитному лесоразведению и созданию устойчивой кормовой базы в районах нового освоения, охваченных этим планом. Этими работами стали руководить В. Н. Сукачев, Е. М. Лавренко и И. В. Ларин. Мне кажется, что именно широкое участие ботаников страны и Ботанического общества в целом в этих хозяйственно важных работах позволили Обществу и его журналу приступить к активной борьбе с «лысенкизмом». В 1952 г. Ботанический журнал вынудили опубликовать статью Т. Д. Лысенко «Новое в науке о биологическом виде» (при этом она была еще издана огромным тиражом в брошюрном варианте как типичная партийная установка). Специально для этой статьи в Ботаническом журнале был открыт раздел «Дискуссии». И дискуссия началась. В ней приняло участие, если учесть все опубликованные статьи и обзоры в Ботаническом журнале, а также в других изданиях, до 100 человек, и мало кто из них защищал лысенковские взгляды. В 1953 г. сам В. Н. Сукачев открыл дискуссию по проблемам внутривидовых и межвидовых взаимоотношений среди растений. В 1954 г. Ботанический журнал инициировал дискуссию о роли фитогормонов в развитии растений, в 1956 г. — по проблеме вегетативных гибридов. Одновременно началась критика гнездовых посадок дуба в лесополосах, разбирались опыты практики превращения озимых культурных злаков в яровые. Конечно же, роль Ботанического журнала (во главе с В. Н. Сукачевым) хорошо известна, но ведь надо отметить, что все это делалось и от лица Ботанического общества. К тому же в 1958 г. после публикации редакционной статьи «О некоторых проблемах советской биологии (по поводу статьи Т. Д. Лысенко «За материализм в биологии»)» редколлегия Ботанического журнала была разогнана и борьба перешла за его пределы.

Уже на делегатском съезде Общества в 1957 г., очень хорошо подготовленном, издавшем большую серию тезисов докладов, настроение ботаников было резко изменившимся, они явно перешли к спокойной нормальной научной работе. Два доклада украсили этот съезд: программный доклад В. Н. Сукачева «Главнейшие очередные задачи ботаники в СССР», надолго определивший важнейшие направления работ и разумное сочетание науки фундаментальной и прикладной в нашей отрасли, а также доклад Ф. Х. Бахтеева «О состоянии преподавания ботаники в средней школе», где речь шла об искоренении лысенкизма из учебных программ и пособий. Много важнейших проблем было поднято и в секциях (не могу не сказать, что именно тогда А. И. Толмачевым была опубликована генеральная схема состава флор и их анализа — главное обобщение его жизни). К тому времени были восстановлены или созданы многие отделения Общества, они начали издавать свои труды (или возобновили издание старых трудов), возникли многие секции и комиссии. Нельзя не отметить, что у В. Н. Сукачева была замечательная «команда» в руководстве Обществом — вице-президенты Б. К. Шишкин, В. Б. Сочава, Б. А. Тихомиров и сыгравший огромную роль на посту ученого секретаря Общества О. В. Заленский. Несомненно, что в истории нашего Общества мы вправе выделить **Сукачевский этап, во**

время которого была восстановлена нормальная работа Общества в очень непростых условиях борьбы с лысенкизмом и подготовлен его расцвет.

Расцвет Общества приходится на годы президентства Е. М. Лавренко и А. Л. Тахтаджяна (с 1963 по 1989 г.).

В. Н. Сукачев ушел со своего поста в 1963 г., оставаясь до самой смерти почетным президентом. Его сменил Е. М. Лавренко, вместе с двумя активнейшими вице-президентами Б. А. Тихомировым и А. И. Толмачевым и замечательным главным ученым секретарем А. А. Юнатовым (после его смерти Е. М. долго не мог отыскать ему сколько-нибудь достойную замену, пока не остановился на В. А. Алексееве). Дальнейшему развитию Общества немало способствовали высочайший научный авторитет Е. М. Лавренко и его замечательные человеческие качества. Именно в это время ВБО наиболее полно объединяло и координировало всю ботаническую работу в стране (в академических и ведомственных институтах, вузах, заповедниках, на опытных станциях). Нельзя не отметить и то, что при Е. М. возникли республиканские ботанические общества (и в форме отделений, и как самостоятельные). Были восстановлены Украинское, Грузинское и Литовское ботанические общества, организовались Белорусское, а затем и Эстонское. Это — и период особо активного издания трудов Общества.

На 5-м делегатском съезде ВБО (в Киеве) делегаты представляли уже более чем 5300 ботаников страны. На этом съезде в 1973 г. Е. М. Лавренко передал эстафету президентства А. Л. Тахтаджяну, но до конца жизни оставался нашим почетным президентом. А. Л. Тахтаджян также подобрал блестящую команду: кроме Б. А. Тихомирова и А. И. Толмачева, вице-президентами Общества стали много сделавшие для него О. В. Заленский, К. М. Сытник, а также Т. А. Работнов. Видную роль в работе Общества в это время играли и А. А. Яценко-Хмелевский, и М. М. Голлербах, и другие руководители секций. Общество активнейшим образом включилось в подготовку XII Международного ботанического конгресса в Ленинграде, оргкомитетом которого руководил А. Л. Тахтаджян уже с 1971 г., а вице-президент О. В. Заленский стал генеральным секретарем Конгресса. Как известно, Конгресс прошел прекрасно, авторитет советской ботаники в мировой науке заметно возрос. Сам же президент (и Общества, и Конгресса) А. Л. Тахтаджян был, наконец, безоговорочно признан одним из крупнейших ботаников современности.

Годы расцвета Общества — это и годы молодости или зрелости многих из нас, они в нашей памяти, и я не буду о них подробно говорить.

Общество регулярно проводило делегатские съезды (как правило, в союзных республиках), ряды его росли, росло число отделений. Правда, после Конгресса заметно упала доля изданий, проходивших через Общество. Последними яркими изданиями стали однотомник избранных трудов Л. Г. Раменского, первая наша Красная книга (под редакцией А. Л. Тахтаджяна) и пособие Х. Х. Трасса «Геоботаника. История и современные тенденции развития». В дальнейшем продолжались печататься либо труды съездов, либо материалы совещаний, симпозиумов. Наметились в то время и некоторые осложняющие работу обстоятельства. Общество довольно удачно смогло адаптироваться к созданию в Академии наук структуры научных советов по проблемам, которые, если подходить объективно, перехватили у научных обществ одну из важнейших их функций — координацию научных исследований. Это, несомненно, также отдалило от нашего Общества многих лесоведов.

До поры не столь заметно было и то, что дифференциация структуры самой Академии наук, развитие в ней региональных отделений и научных центров со своими организационными структурами, замкнутыми на регионы, также разобщали ботаников. Росла самостоятельность республиканских обществ, тоже тесно связанных с собственными академиями (нельзя при этом не отметить весьма положительную роль деятельности К. М. Сытника, руководителя крупнейшей и организованной более жестко структуры — Украинского ботанического общества, который всячески развивал в среде украинских ботаников стремление работать на всей территории Союза).

Не слишком заметно было и то, что Ботанический журнал фактически стал

академическим, а не журналом Общества, ведь его редколлегия утверждалась уже Отделением общей биологии президиума АН СССР, а не съездом ВБО. Все это не имело особо тяжких последствий, поскольку все же авторитет и самого Общества, и его руководителей (и президента) был высок, да и одни и те же лица практически работали во многих различных структурах. Но часть ботаников к тому же уходила в новые возникающие общества.

С началом перестройки, однако, стало совершенно ясно, что в развитии Общества намечается кризис. В 1989—1990 гг. кризис этот наступил. Еще в 1988 г. на съезде в Алма-Ате делегаты его представляли более 8000 ботаников единой страны, а в 1991 г. от Общества фактически отпали все республиканские организации (более 4200 членов). Никакие ассоциации в условиях образования независимых государств положения спасти уже не могли. Необходимо было восстановить на территории России искони российскую же структуру — Российское ботаническое общество. Оно вполне законно (по уставу) было восстановлено на делегатском съезде в Ульяновске в 1992 г. Перед этим А. Л. Тахтаджян попросил освободить его от обязанностей президента, и на съезде он был избран почетным президентом. Но и нынешнее руководство — это в сущности та последняя команда, с которой он работал.

Конечно, уже во время съезда в Ульяновске мы понимали, что нас ожидают непростые годы. Но то, что случилось, сравнимо только с ситуацией в 30-е годы, да еще, пожалуй, в более обостренных формах. Российская академия наук, сама до сих пор не имеющая определенного и законного статуса в государстве, утвердила в лице Отделения общей биологии наш устав, но провести полноценную государственную регистрацию обществ, числящихся при ней, не смогла, более того, оказалась не в силах и помочь обществам самим пройти эту регистрацию (затруднив эту процедуру еще и своими требованиями). Мы уже изменили и наш устав (название Общества в том числе) в угоду Академии, но полноценной регистрации не имеем. Государство в условиях еще не сформированного свода законов также пока не желает признать научные общества особыми формами научно-организационной деятельности самих ученых на благо нашей страны. Принятый весной 1995 г. «Закон об общественных организациях (и объединениях)» не предусматривает такой формы организации, как «действующая при Академии наук». Он не предусматривает и формы восстановления Общества с сохранением правопреемства. Закон приравнивает научное общество к любым другим организациям (партиям, религиозным общинам, коммерческим объединениям на общественной основе) и требует образования Ботанического общества заново, снизу вверх (от региональных организаций) и в предельно сжатые сроки, а также изменений устава и отказа от формулы «при Академии наук». Но, по моему глубокому убеждению, все эти трудности, связанные с регистрацией — не самый сложный момент в судьбе Общества; рано или поздно мы их преодолеем. Конечно, мы рискуем уже в ближайшее время потерять наш банковский счет. Но, возможно, еще более тревожно то, что ослабли связи Центральной организации Общества с региональными отделениями. По-видимому, значительная часть отделений также уже реально испытывает все последствия утраты счетов в связи с отсутствием регистрации Общества. Многие отделения теряют членов, а большая часть коллективных членов уже отошла от Общества. Максимально затруднены и связь, и возможность приезда в центр. Ботанический журнал в настоящее время издается фактически независимо от Общества, выходит с опозданием и с уменьшенным тиражом. В то же время на местах издаются свои журналы, находятся возможности и для издания сборников; растет число разнообразных академий, «международных организаций» и тому подобных способов удовлетворения амбиций.

Разумеется, нельзя сказать, что мы не пытаемся что-то сделать для обновления и видоизменения деятельности Общества. Недавно мы пересмотрели структуру секций и комиссий, работающих в составе Общества, и главным образом в его Центральной организации. Мы приступили к изданию «Ботанического вестника» — оперативного информационного бюллетеня и Ботанического общества, и Ботанического института РАН. Сейчас идет обсуждение некоторых иных форм деятельности совместно с

региональными отделениями Общества, в частности организации экспедиций для обследования слабоизученных регионов России. Но всего этого мало. Необходимы и иные формы работы, и, особенно, новые молодые силы в руководстве Общества и его структур.

Задачи нашего Общества благородны и абсолютно понятны большинству ботаников. Мы хотели бы: 1) способствовать развитию в России всех отраслей ботаники; 2) способствовать более глубоким исследованиям растительного покрова России, все еще далеко не изученного; 3) развивать координацию ботанических работ в стране с помощью самых разных организационных форм; 4) пропагандировать в стране подлинно научные ботанические знания, всячески способствовать хорошему преподаванию ботаники на всех уровнях образования в стране; 5) развивать здоровую (объективную, без ведомственной зависимости и личных пристрастий) критику ботанических трудов или любых других трудов, где используются ботанические материалы. Все это легче делать сообща, к чему я вновь всех и призываю.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 I 1996

SUMMARY

The history of the Botanical Society based on the paper presented at the jubilee session of the Russian Botanical Society Council is given.

УДК 581.142(212.6/.7)

© И. В. Борисова

ТИПЫ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН СТЕПНЫХ И ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ

I. V. BORISOVA. SEED GERMINATION TYPES IN STEPPE AND DESERT PLANTS

На основанни изучення прорастання семян 121 вида степных н пустынных растеннй (40 видов из Казахстана н 81 внд из Монголнн) выделены 9 тнпов нх прорастання. У однхх вндов тнп прорастання свежесобранных н храннвшихся семян однтнаков, у других прн храненнн семян он нзменяется — прорастанне ускоряется или растягивается. Установленные тнпы прорастання семян характерны не только для степных н пустынных видов, но встречаются н у растеннй, прннадлежащнх другим тнпам растнтельностн.

Важными показателями всхожести семян являются: начало, длительность и характер их прорастания. Литература, освещающая различные аспекты биологии и физиологии семян, многочисленна, однако работ, посвященных описанию характера прорастания семян немного (Шумилина, 1949; Филимонов, 1954; Вихирева-Василькова, 1958; Salisbury, 1961, по: Жизнеспособность семян, 1978; Попцов, 1965, 1971, и др.). Чаще всего авторы указывают на скорость (быстрое или медленное) или порционность прорастания семян (Свешникова, 1962; Вайнагий, 1962; Стешенко, 1963; Полозова, 1974, и др.).

Группы семян древесных растений, выделенные З. К. Шумилиной (1949), являются по существу типами их по способности к набуханию и началу прорастания. У М. А. Филимонова (1954) объединение семян культурных растений проведено в основном по началу прорастания, но с учетом длительности и максимума прорастания. В. В. Вихирева-Василькова (1958) выделила 5 групп семян по характеру прорастания в зависимости от всхожести и длительности прорастания. Наиболее интересны типы прорастания семян, предложенные E. Salisbury (1961, по: Жизнеспособность семян, 1978) и А. В. Попцовым (1965, 1971). Первый автор различает 3 типа: почти одновременное прорастание (унимодальный тип с невысоким коэффициентом вариации); непрерывное (унимодальный тип с высоким коэффициентом вариации); прерывистое (многовершинное). Попцов выделил 2 типа: нормальное прорастание (без покоя); затрудненное прорастание.

При изучении всхожести свежесобранных и хранившихся различное время семян степных и пустынных растений Центрального Казахстана (1958—1969 гг.) и Монголии (1970—1976 гг.), мы обнаружили большое разнообразие характера прорастания.[1] Некоторые сведения о прорастании семян монгольских растений опубликованы (Борисова, 1974; Беспалова, Борисова, 1979; Беспалова и др., 1980, 1982, 1984).

В настоящей статье особое внимание будет уделено типам прорастания семян.

Исследовали семена степных и пустынных растений Центрального Казахстана

---

[1] В статье использованы матерналы Казахстанской бнокомплексной экспеднцнн Ботаннческого н Зоологического ннстнтутов АН СССР и Совместной советско-монгольской комплексной бнологической экспедицнн. Кроме автора в нсследованнях участвовали З. Г. Беспалова, Т. А. Попова, Ж. Санжид.

(опустыненные степи) и Монголии (сухие степи Средней Халхи, пустынные степи и северные пустыни Северной Гоби).

Места сбора семян: в Казахстане — сопки Коксенгир (опустыненные степи); в Монголии — Уиджул сомои (сухие степи), Булган сомон и Гурваи-Сайхаи (пустыииые степи), урочище Баян-Дзаг (пустыии).

Методика постановки опытов опубликована (Беспалова и др., 1980). Следует только уточнить, что свежесобранные семена ставили на прорастание чаще всего в день их сбора, реже через 2—7 дней, и очень редко через 0.5—2 мес. Проращивались семена в лабораторных условиях, по существу при переменной комнатной температуре (18—30 °С), кроме тех (немногих), которые требовали пониженной температуры (3—4 °С), как например *Stipa lessingiana*.[2] К сожалению, некоторые опыты, проводившиеся в полевых условиях, не могли быть закончены из-за окончания экспедиционных работ, поэтому всхожесть семян была невысокой.

Всего в опыты были включены свежесобранные семена 171 вида растений. Оказалось, что у 31 вида свежесобранные семена не прорастают. Это семена кустарников (*Juniperus sabina*, *Nitraria sibirica* и др.), многолетних злаков (*Leymus angustus*, *L. secalinus* и др.), разнотравья (*Asparagus gobicus*, *Iris bungei*, *Tulipa patens*, *Potentilla bifurca* и др.). Семена этих растений либо не созрели, либо требуют для прорастания особых условий. У 16 видов свежие семена прорастали очень слабо (1—10 %). Это семена кустарников *Amygdalus mongolica* и *Lonicera altaica*, полукустарничка *Ajania fruticulosa*, многолетних трав *Hordeum brevisubulatum*, *Melica transsilvanica*, *Astragalus laguroides* и др., однолетников *Chenopodium aristatum*, *C. strictum* и др. По-видимому, семена этих растений физиологически разнородны. Повторно с семенами этих 47 видов опыты не проводили, поэтому далее речь пойдет о прорастании семян лишь 121 вида — 85 из Монголии и 41 из Казахстана (3 вида являются общими: полукустарничек *Artemisia frigida*, многолетние злаки *Achnatherum splendens* и *Stipa orientalis*).

Виды, взятые для изучения всхожести, распределяются по семействам следующим образом: *Poaceae* — 33 вида, *Asteraceae* — 21, *Fabaceae* — 13, *Scrophulariaceae* — 7, *Brassicaceae* — 5, *Caryophyllaceae* — 5, *Apiaceae* — 4, *Ephedraceae* — 4, *Alliaceae* — 3, *Rosaceae* — 3, *Zygophyllaceae* — 3, *Convolvulaceae* — 2, *Ranunculaceae* — 2, *Primulaceae* — 2, *Asclepiadaceae*, *Boraginaceae*, *Caprifoliaceae*, *Liliaceae*, *Lamiaceae*, *Plantaginaceae*, *Polygonaceae*, *Rubiaceae*, *Rutaceae*, *Tamaricaceae* — по 1 виду. Среди изученных растений есть представители различных жизненных форм (кроме деревьев). Исследована всхожесть семян 10 кустарников: 8 из Монголии (*Amygdalus pedunculata*, *Ephedra przewalskii*, *Zygophyllum xanthoxylon*, 5 видов рода *Caragana*) и 2 из Казахстана (*Lonicera microphylla* и *Spiraea hypericifolia*). Кроме того, изучена всхожесть семян 4 видов кустарничков (3 — рода *Ephedra* и *Convolvulus fruticosus*), 20 видов полукустарничков (9 — рода *Artemisia*, *Anabasis brevifolia*, *Ceratoides papposa*, *Reaumuria songarica*, *Onosma simplicissima*), 44 видов многолетнего разнотравья, 31 вида злаков (среди них 12 — рода *Stipa*, 4 — рода *Agropyron*) и 11 видов однолетников. Преобладают степные и горно-степные виды (65), а также пустынно-степные и степно-пустынные (42), 8 видов являются пустынными, 8 — луговыми и галофильно-луговыми растениями.

Таким образом, набор видов очень разнообразен и охватывает большинство доминирующих и характерных растений степей и северных пустынь.

Число дней от начала постановки опыта до начала прорастания, как выяснилось, не влияет на характер дальнейшего прорастания. Это отметила еще А. С. Ионесова (1970). И активно прорастающие, и постепенно прорастающие семена имеют одинаковые дни начала прорастания. Так, семена могут начать прорастать на 1, 2, 3-й день, а далее прорастание идет очень медленно, редкими порциями (*Anabasis brevifolia*, *Astragalus junatovii* и др.) или очень быстро (как у некоторых караган или полыней).

---

[2] Здесь и далее латинские названия растений приведены согласно сводкам С. К. Черепанова (1981) и В. И. Грубова (1982).

Скорее всего, этот показатель обусловлен систематической принадлежностью вида, так как многие растения одного семейства прорастают одновременно или почти одновременно, считая от дня постановки опыта.

У большинства изученных видов (70 %) свежесобранные семена не имеют первичного покоя и прорастают сразу. Часть видов имеет неглубокий покой в течение 20—30 дней (*Aquilegia viridiflora*, *Ferula bungeana*, *Rheum nanum*, *Stipa sareptana* и др.). Покой снимается при сухом хранении, либо семена дозревают в чашке Петри (во время опыта), как у *Aquilegia*, *Clematis*. Часть видов имеет разные семена: с покоем и без покоя (*Convolvulus fruticosus*, *Astragalus grubovii*, *A. junatovii* и др.).

С учетом наличия или отсутствия первичного покоя, длительности, энергии прорастания и всхожести свежесобранных семян можно выделить 3 группы типов: семена с ускоренным прорастанием (I); семена с замедленным (растянутым) прорастанием (II); семена с очень слабым прорастанием, отсутствием его, или требующие для прорастания особых условий (III).

Группа типов семян с ускоренным прорастанием (I) объединяет 2 самостоятельных типа: IA — семена со взрывным характером прорастания и IБ — семена с быстрым прорастанием.

С е м е н а с в з р ы в н ы м х а р а к т е р о м п р о р а с т а н и я (IA). Эти семена отличаются отсутствием первичного покоя, небольшой длительностью прорастания (от 4 до 9—10 дней), высокой всхожестью (80)95—100 %. Они начинают прорастать чаще всего на (1)2—4-й день. 50 % семян прорастают за (1)3—5(7) дней. Средняя всхожесть за 1 день составляет 12—25 (до 33) %.

Взрывным характером прорастания обладают 28 изученных видов степных и пустынных растений. Среди них злаки *Achnatherum inebrians*, *A. splendens* (Монголия), лук *Allium bidentatum*, 8 видов полыни (*Artemisia annua*, *A. gmelinii*, *A. gobica*, *A. pamirica*, *A. rutifolia*, *A. santolinifolia*, *A. sphaerocephala*, *A. xerophytica*), 4 вида караганы (*Caragana davazamcii*, *C. microphylla*, *C. pygmaea*, *C. stenophylla*), терескеи *Ceratoides papposa* и некоторые представители разнотравья (*Aster alpinus*, *Cymbaria dahurica*, *Rheum nanum*, *Scorzonera divaricata*, *Serratula centauroides*, *Taraxacum leucanthum* и др.) (рис. 1).

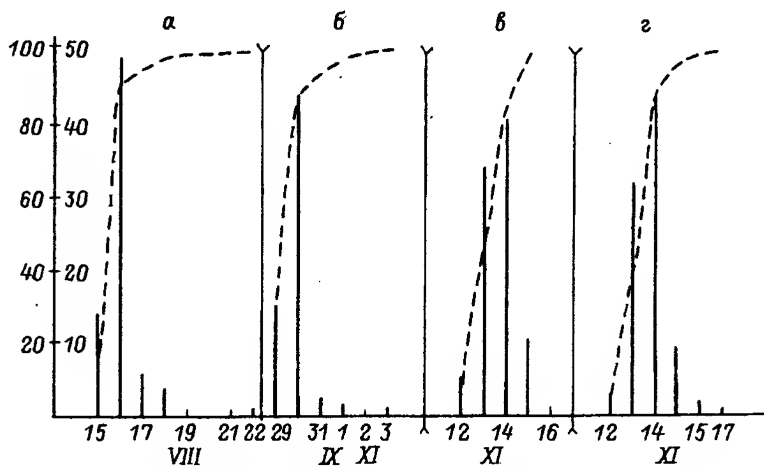


Рис. 1. Взрывной тип прорастания свежесобранных семян.

а — *Achnatherum inebrians* (Гурван-Сайхан, 1970 г.), *б* — *Ceratoides papposa* (Булган, 1971 г.), *в* — *Artemisia sphaerocephala*, *г* — *Artemisia santolinifolia* (*в*, *г* — Баян-Дзаг, 1971 г.). В скобках приведены места и время сбора семян. По оси ординат: слева — % проросших семян; справа — число проросших семян. По оси абсцисс — месяцы и числа наблюдений. Сплошными линиями показано число проросших семян в день наблюдений, прерывистой — ход прорастания (% проросших семян).

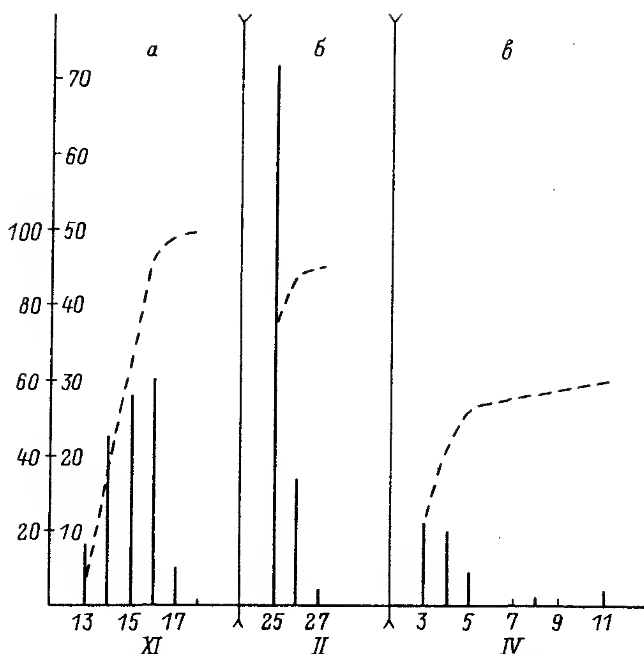


Рис. 2. Сохранение типа прорастания у хранившихся семян *Artemisia xerophytica*.

Прорастание семян: *а* — свежесобранных (Баян-Дзаг, 1971 г.); *б* — хранившихся 3.5 года; *в* — хранившихся 4.5 года. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Здесь преобладают полукустарнички (в основном полыни) и многолетние травы (11 видов), имеются кустарники (караганы, *Zygophyllum xanthoxylon*) и всего 1 однолетник, «сорничающий» вид *Artemisia annua*. В эколого-ценотическом отношении абсолютное большинство видов являются степными, пустынно-степными и степнопустынными (16), 5 видов пустынных.

Опыты с хранившимися (в лабораторных условиях) семенами показали, что у семян одних видов сохраняется с годами характер прорастания, например *Artemisia xerophytica* (рис. 2), *Haplophyllum davuricum* и др. У хранившихся семян других видов удлиняется (растягивается) прорастание. Это в основном виды, семена которых со временем становятся твердыми: караганы (рис. 3), *Ptilotrichum canescens*, *Rheum nanum* и др.

Следует подчеркнуть, что у свежесобранных семян этого типа, как правило, выражена одна «волна» (порция) в ходе прорастания.

Семена с быстрым прорастанием (**IБ**). Семена этого типа, так же как и предыдущие, не имеют первичного покоя. У них несколько бóльшая длительность прорастания (до 14—16 дней), относительно высокая всхожесть (56—100 %). Начало прорастания, как и у семян типа IA, приходится на 2—4-й, реже 7—10-й день, максимум — на 3(5—7)-й день. Средняя всхожесть за 1 день здесь уже менее высокая — 5—11 %.

Быстрым прорастанием свежесобранных семян обладают 18 изученных видов: это кустарники *Caragana leucophloea* и *Ephedra przewalskii*, полукустарнички *Artemisia pauciflora* (рис. 4, *б*), *Reaumuria songarica*, *Alyssum tortuosum* и многолетние травы (злаки — *Achnatherum splendens* (Казахстан), *Agropyron cristatum*, *A. repens*, *Cleistogenes squarrosa* (рис. 4, *а*), *Festuca valesiaca*, *Poa attenuata*, *Stipa klemenzii*, *S. sareptana*; разнотравье — *Arenaria capillaris*, *Heteropappus altaicus*, *Panzeria lanata*, *Pedicularis flava*, *Seseli eriocarpum*). Среди них 2 пустынных вида (эфедра и реомюрия), остальные — степные, степно-пустынные и пустынно-степные.

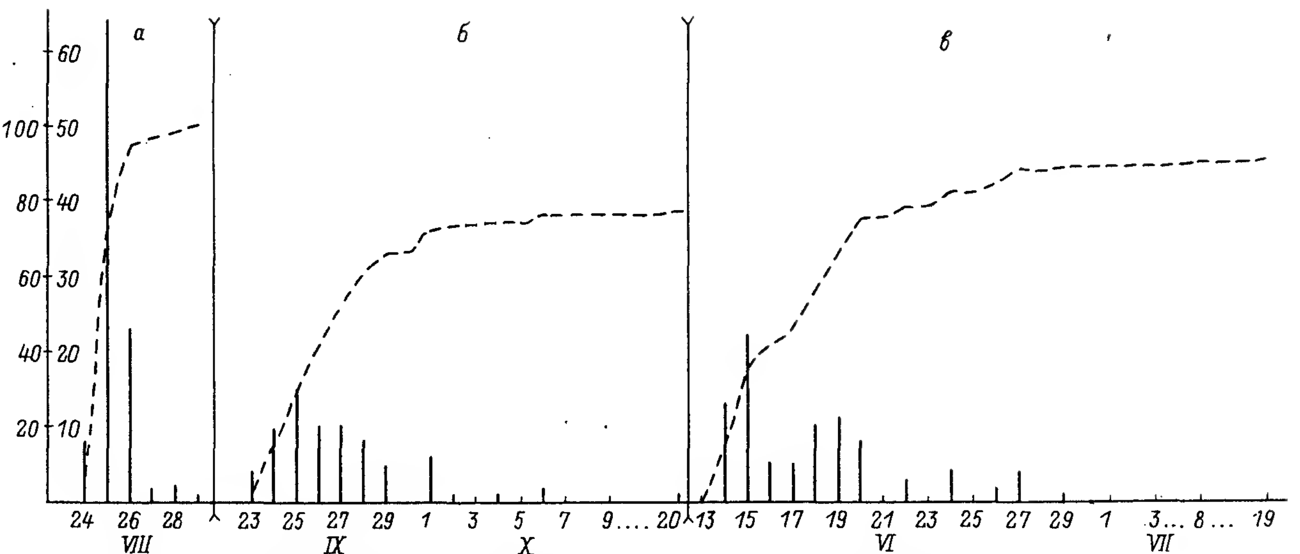


Рис. 3. Изменение типа прорастания у хранившихся семян *Caragana microphylla*.

Прорастание семян: *а* — свежесобранных (Унджул, 1973 г.), *б* — хранившихся 3 года, *в* — хранившихся 5 лет. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

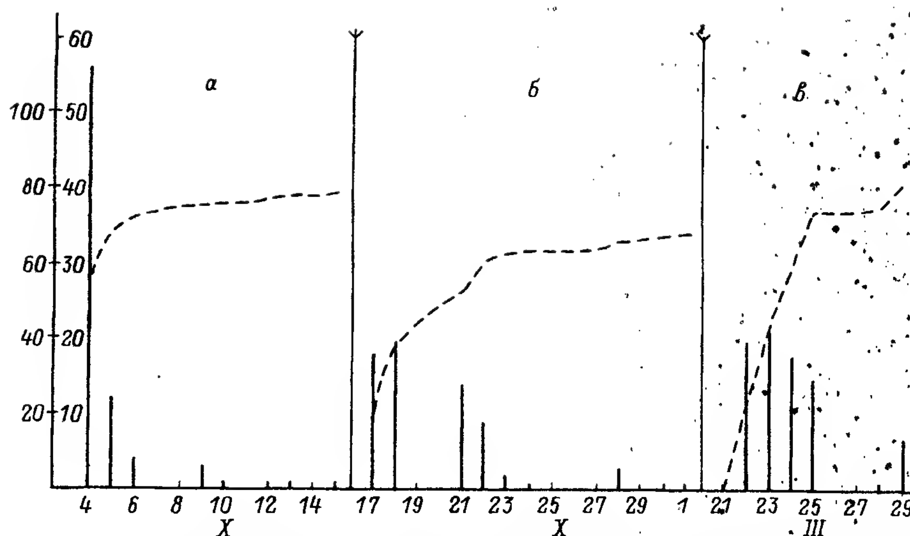


Рис. 4. Быстрый тип прорастания у свежесобранных (*а*, *б*) и хранившихся (*в*) семян.

а — *Cleistogenes squarrosa* (Унджул, 1971 г.), *б* — *Artemisia pauciflora* (Коксенгир, 1968 г.), *в* — *A. pauciflora* (Коксенгир, 1962 г.), семена хранились 6.5 мес. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

При хранении в течение разного времени у семян некоторых видов изменяется характер прорастания. Так, у семян *Artemisia pauciflora* (рис. 4, *в*) прорастание ускоряется, а у семян *Achnatherum splendens* (Казахстан), *Heteropappus altaicus*, *Reaumuria songarica*, наоборот, растягивается.

В ходе прорастания семян этого типа, в отличие от предыдущего, наблюдаются уже не одна, а 2—3 волны, но 1-я волна (порция) всегда является самой большой.

Семена с замедленным прорастанием (II).

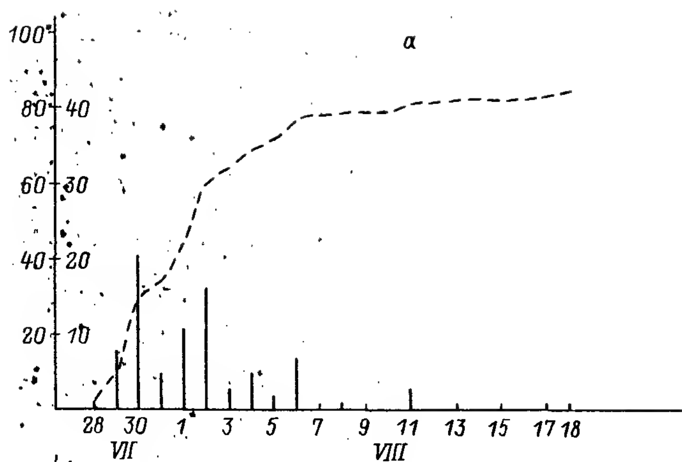
Эта группа объединяет 4 типа прорастания свежесобранных семян: IIА — медленное с максимумом прорастания в начале; IIБ — медленное с максимумом в середине прорастания; IIВ — медленное с максимумом в конце прорастания; IIГ — медленное равномерное прорастание. Первые 3 типа характеризуются неравномерно-порционным прорастанием, а последний представляет равномерное порционное прорастание.

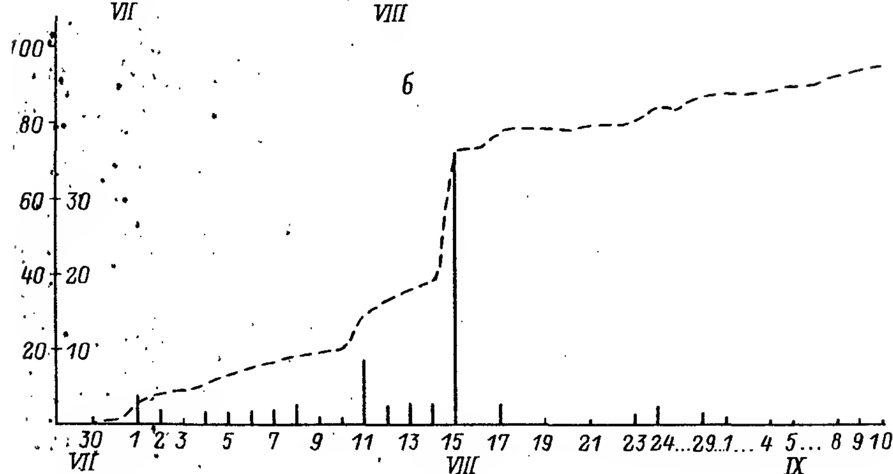
Семена с медленным прорастанием и максимумом проросших семян в начале прорастания (IIА). Семена этого типа начинают прорастать на (1—2)3—6(8)-й день. Первичного покоя они не имеют. Длительность прорастания более 15 дней (до 45—50). Всхожесть от 12—18 до 90—100 %. 50 % семян прорастают на 3—7(10—15)-й день. Максимум проросших семян приурочен к 3—7(10)-му дню от начала прорастания. Средняя всхожесть за 1 день составляет 2—10 %. Отличительной особенностью этого типа является то, что наибольшая волна (порция) прорастания приходится на его начало (рис. 5, *а*).

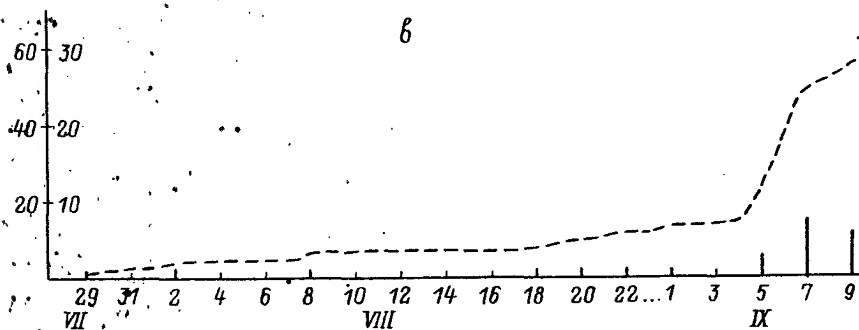
Подобным типом прорастания обладают семена 30 изученных видов. Среди них 2 кустарника (*Spiraea hypericifolia* и *Lonicera microphylla*, (Казахстан)), 4 полукустарничка (*Artemisia frigida* (Казахстан и Монголия), *Anabasis brevifolia*, *Alyssum lenense*, *Silene suffrutescens*), 1 однолетник (*Plantago minuta*) и 23 представителя

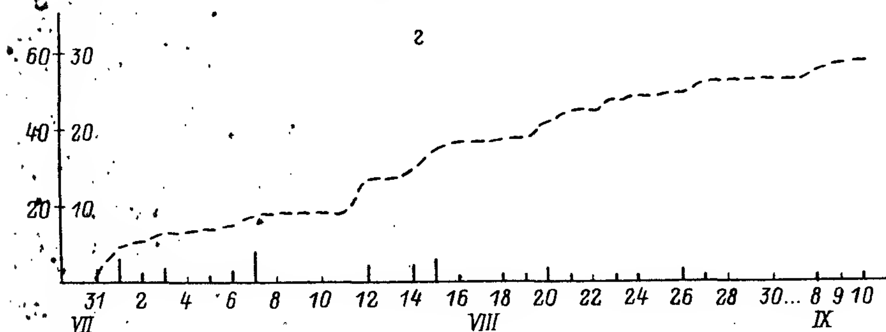
Рис. 5. Типы медленного прорастания семян.

а — *Psathyrostachys juncea* (Коксенгир, 1968 г.), *б* — *Astragalus vallestris* (Булган, 1971 г.), *в* — *Stipa breviflora* (Гурван-Сайхан, 1971 г.), *г* — *Oxytropis aciphylla* (Булган, 1971 г.). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.


а
100
80 40
60 30
40 20
20 10
28 30 1 3 5 7 9 11 13 15 17 18
VII
VIII


б
100
80
60 30
40 20
20 10
30 1 2 3 5 7 9 11 13 15 17 19 21 23 24...29 1... 4 5... 8 9 10
VII
VIII
IX


в
60 30
40 20
20 10
29 31 2 4 6 8 10 12 14 16 18 20 22...1 3 5 7 9
VII
VIII
IX


г
60 30
40 20
20 10
31 2 4 6 8 10 12 14 16 18 20 22 24 26 28 30... 8 9 10
VII
VIII
IX

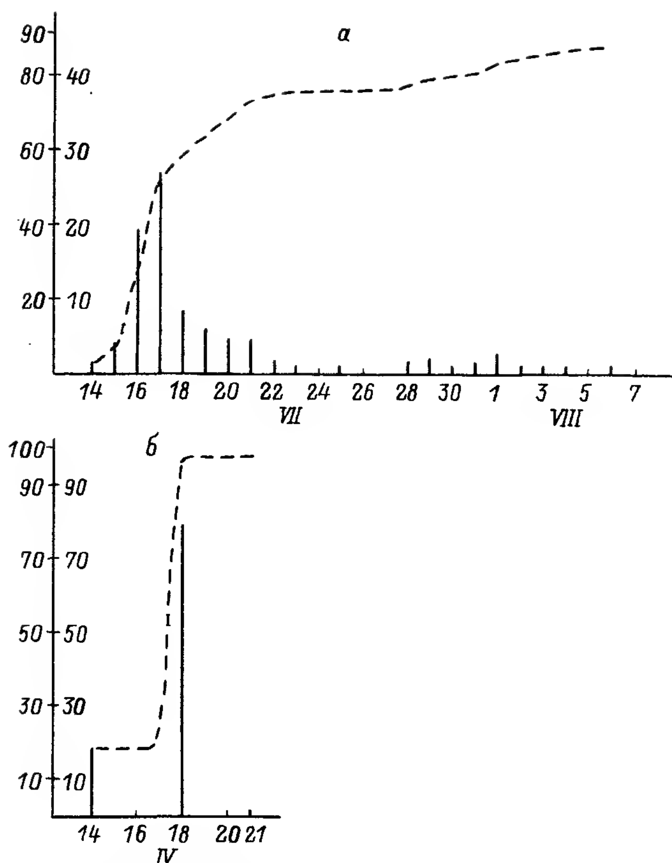


Рис. 6. Изменение типа прорастания у хранившихся семян *Agropyron pectinatum*.

Прорастание семян: *а* — свежесобранных (Коксенгир, 1968 г.), *б* — хранившихся 9 мес. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

многолетних трав (*Agropyron pectinatum* (рис. 6, *а*), *Koeleria cristata*, *Leymus chinensis*, *Psathyrostachys juncea* (рис. 5, *а*), *Stipa capillata*, *S. krylovii*, *S. kirghisorum*, *S. glareosa*, *S. gobica*, *S. orientalis*, *Phlomis tuberosa*, *Serratula kirghisorum*, *Vincetoxicum sibiricum* и др.).

У некоторых растений с семенами этого типа при хранении сохраняется характер прорастания (*Poa stepposa* и *Stipa kirghisorum*), у других — ускоряется (*Agropyron pectinatum* (рис. 6, *а*, *б*), *Artemisia frigida*, *Gypsophila desertorum*, *Psathyrostachys juncea*, *Stipa glareosa*, *S. gobica* и др.). У семян *Anabasis brevifolia*, *Peganum nigellastrum*, *Stipa capillata*, *S. krylovii* при хранении период прорастания растягивается еще более, чем у свежесобранных.

Семена с медленным прорастанием и максимальным количеством проросших семян в середине периода прорастания (**IIБ**).

Первичного покоя эти семена не имеют, начинают прорастать на 3—7-й день. Длительность прорастания — 15—20 (до 44) дней. Всхожесть — (23)50—70(95) %. 50 % семян прорастают за 4—7 (до 20) дней. Средняя всхожесть за 1 день составляет 3—4 %.

Этот тип прорастания семян обнаружен только у 9 видов. К ним относятся 2 кустарничка (*Ephedra distachya* и *E. sinica*), 1 полукустарничек (*Onosma simplicis-*

sima), а также многолетние травы (*Agropyron desertorum*, *Allium mongolicum*, *Astragalus vallestris* (рис. 5, *б*), *Convolvulus arvensis*, *Oxytropis selengensis* и *Tragopogon* sp.). У таких видов, как *Agropyron desertorum* и *Ephedra distachya*, выявлено ускорение прорастания хранившихся семян.

Семена с медленным прорастанием и максимальным количеством проросших семян в конце периода прорастания (**IIВ**). Это небольшая группа степных видов, к которой относятся только 4 многолетние травы (*Arenaria longifolia*, *Ferula bungeana*, *Galium ruthenicum* и *Stipa breviflora* (рис. 5, *в*)). Начало прорастания различное (3, 7, 9 и 16-й день). Длительность прорастания — до 40 дней. Всхожесть — от 25 до 100 %. 50 % семян прорастает более, чем за 10 дней, а средняя всхожесть за 1 день составляет 2—6 %.

Семена с медленным равномерным прорастанием (**IIГ**). Начало прорастания — (1—2)4—7(10)-й день. Длительность прорастания составляет 20—42 дня. Всхожесть от 13—16 до 90—100 %. 50 % семян прорастают более, чем за 10—20 дней. Средняя всхожесть прорастания за 1 день — от 1—3 до 6—8 %.

Среди 9 видов, семена которых относятся к этому типу, 1 кустарник (*Amygdalus pedunculata*), 1 кустарничек (*Ephedra monosperma*), 2 полукустарничка (*Convolvulus fruticosus*, *Oxytropis aciphylla* (рис. 5, *г*)), 4 многолетних травы (*Thermopsis lanceolata*, *Astragalus monophyllus*, *A. junatovii*, *Stellaria dichotoma*). При хранении семян у *Thermopsis lanceolata*, например, ускоряется их прорастание, а у *Astragalus monophyllus* еще более замедляется.

Этот тип прорастания отличается от всех предыдущих отсутствием ярко выраженной максимальной порции прорастающих семян. Прорастание идет более или менее равномерно мелкими порциями (рис. 5, *г*).

Таким образом, группа типов с замедленным прорастанием свежесобранных семян отличается от группы типов с ускоренным прорастанием многовершинностью (многопорционностью) волнового процесса прорастания, большей его длительностью, наличием физиологической гетерокарпии семян.

Семена с очень слабым прорастанием или отсутствием его (III). В эту группу отнесены 3 типа, семена у которых не прорастают в свежем состоянии или имеют очень низкую всхожесть. Они обладают первичным покоем разной длительности (более месяца) и прорастают после дозревания, или им свойственна физиологическая гетерокарпия.

Семена не прорастающие или слабо прорастающие в свежем состоянии, но быстро прорастающие после одного—нескольких месяцев хранения (**IIIА**). К этому типу относятся семена 8 изученных видов, причем преимущественно однолетних. Это *Androsace maxima* (Казахстан), *A. septentrionalis* (Монголия), *Chamaerhodos erecta*, *Corispermum mongolicum*, *Enneapogon borealis*, *Salsola pestifera* (рис. 7, *г*). Многолетних всего 2 вида: *Alopecurus arundinaceus* и *Puccinellia tenuiflora*. У однолетних видов, кроме *Chamaerhodos erecta*, свежесобранные семена не прорастали, но после 1—2 и более месяцев хранения прорастали быстро, а *Androsace maxima*, *A. septentrionalis* и *Salsola pestifera* (рис. 7, *г*) показали взрывной характер прорастания. М. Г. Шацкая (1963) отмечает, что семена однолетников Средней Азии дозревают в процессе лежки, а свежесобранные семена или не прорастают, или имеют очень низкую всхожесть.

Свежесобранные семена *Alopecurus arundinaceus* имели всхожесть 5 %, а через 11 лет они прорастали за 15 дней, и всхожесть их составляла 100 %. Всхожесть свежесобранных семян *Puccinellia tenuiflora* была 2 %, а через 18 мес хранения в течение 13 дней проросло 98 % семян (рис. 7, *а*).

Итак, семена этого типа после сухого хранения становятся сходными с семенами I группы типов прорастания.

Семена не прорастающие или слабо прорастающие в свежем состоянии и длительно прорастающие после одного—нескольких месяцев хранения (**IIIБ**). К этому типу в отличие от предыдущего

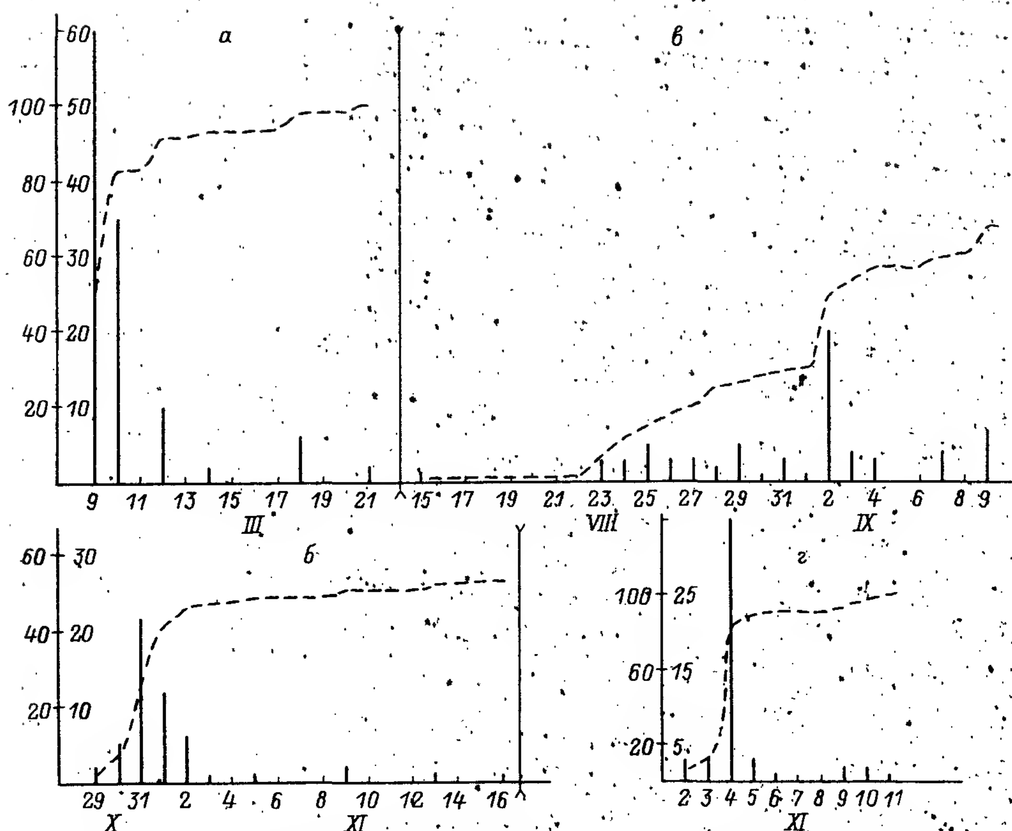


Рис. 7. Прорастание хранившихся семян разных видов.

а — *Puccinellia tenuiflora* (Унджул, 1975 г.), через 7 мес; *б* — *Aristida heymannii* (Булган, 1970 г.), через 1 мес; *в* — *Poa bulbosa* (Коксенгир, 1968 г.), через 1 мес; *г* — *Salsola pestifera* (Булган, 1970 г.), через 2 мес. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

относятся в основном многолетние травы (*Allium polyrrhizum*, *Cleistogenes songorica*, *Koeleria sclerophylla*, *Poa bulbosa*, *Stipa lessingiana* (рис. 8, *а*), *S. pennata*, *S. zalesskii* и др., всего 10 видов), а из однолетников — *Alyssum turkestanicum*, *Aristida heymannii*, *Eragrostis minor*. Семена однолетников и ковылей в свежем состоянии не прорастают, а после дозревания, через 1—6 мес, прорастают медленно, в течение 13—25 дней и более, и имеют еще невысокую всхожесть (16—61 %). Семена *Aristida heymannii* через 1 мес хранения прорастали 19 дней и имели всхожесть 53 % (рис. 7, *б*), а через 3 мес в течение 10 дней — уже 81 %. У слабо прораставших свежих семян *Cleistogenes songorica* (2 %), *Koeleria sclerophylla* (4 %), *Allium polyrrhizum* (2 %), *Poa bulbosa* (0.5 %) и др. после хранения в течение 5—7 мес значительно увеличилась всхожесть (до 51 % у *Allium polyrrhizum*, до 75 % у *Cleistogenes songorica*). Семена *Poa bulbosa* через 1 мес уже имели всхожесть 68 % (рис. 7, *в*).

Интересно, что среди этих растений, как и во II группе типов, имеются сходные типы прорастания. Так, хранившиеся семена *Aristida heymannii* прорастают по типу IIА, т. е. максимум прорастания наблюдается в начале его. Хранившиеся семена *Poa bulbosa* прорастают по типу IIБ, с максимумом прорастания в середине срока (рис. 7, *в*).

У *Aquilegia viridiflora* и *Clematis fruticosa* (*Ranunculaceae*) семена дозревают в чашке Петри (в мокром виде): у первого вида в течение 27 дней, у второго — в течение 22 дней, а затем они медленно прорастают. У аквилегии за 28 дней проросло 100 % семян, у клематиса за 12 дней — 22 %.

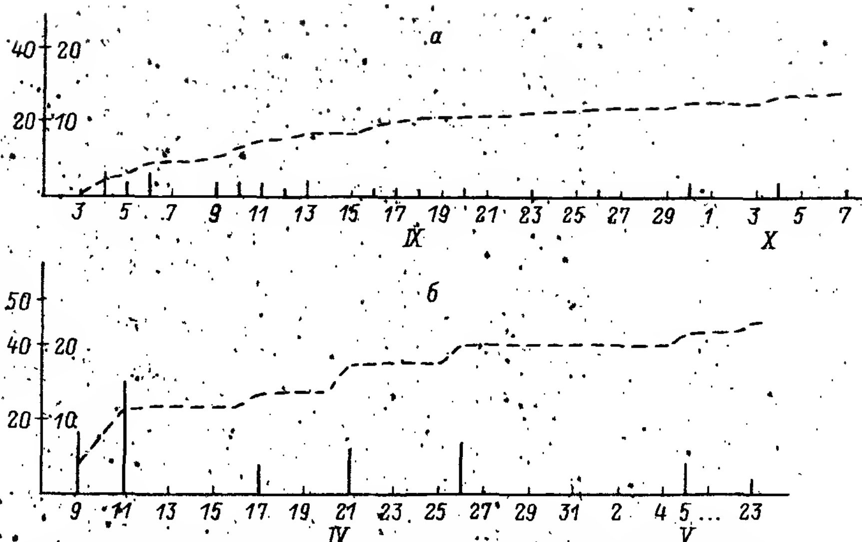


Рис. 8. Прорастание хранившихся семян *Stipa lessingiana* (*а*) и *Ferula soongarica* (*б*).

а — *Stipa lessingiana* (Коксенгир, 1968 г.), через 3 мес; *б* — *Ferula soongarica* (Коксенгир, 1962 г.), через 3 года. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Семена не прорастают в свежем состоянии (при комнатной температуре) и требуют для этого особых условий (IIIВ).

Выявлены многие растения (указанные выше), семена которых не прорастают в свежесобранном состоянии. Изучены только 3 вида, семена которых требуют для прорастания пониженной температуры: *Ferula caspica*, *F. soongarica*, *Tulipa altaica* (Казахстан). На то, что семена видов родов *Ferula* и *Tulipa* прорастают только при низкой температуре, указывал еще Е. И. Проскоряков (1952).

Всхожесть трехлетних семян первых 2 видов при температуре 3—4 °С составила 22 и 46 % (рис. 8, *б*) соответственно, прорастали они долго (63 и 57 дней), небольшими порциями. Средняя всхожесть за 1 день составила 0.2—0.4 %. Семена *Tulipa altaica* после 6 мес хранения и переноса на веранду на холод (до –9 °С) на срок 2 недели прорастали в течение 240 дней и имели всхожесть 17 %.

Интересно отметить, что ранней весной в Центральном Казахстане наблюдалось появление всходов другого вида тюльпана (*T. patens*) в лужах растаявшего снега.

Характер прорастания хранившихся семян *Ferula soongarica* (рис. 8, *б*) подобен прорастанию по типу IIГ (медленное равномерное).

Итак, у хранившихся семян растений III группы типов повторяется характер прорастания I или II группы типов свежесобранных семян после снятия покоя.

Таким образом, всего выявлено 9 типов прорастания свежесобранных и хранившихся семян: 2 типа ускоренного прорастания (взрывной и быстрый), 4 — замедленного прорастания (отличающиеся разной приуроченностью максимальной порции семян в ходе прорастания к началу, середине или концу его, а также равномерное порционное прорастание) и 3 типа — со слабым прорастанием или совсем не прорастающие в свежесобранном состоянии.

Некоторые типы, близкие перечисленным, были выделены также И. В. Вайнагием (1962) как группы семян по длительности прорастания и приуроченности максимума проросших семян к началу или концу его (без названий).

Возможно, взрывной тип прорастания семян соответствует выделенному Salisbury (1961, по: Жизнеспособиость..., 1978) унимодальному с невысоким коэффициентом вариации типу, а 4 типа замедленного прорастания — прерывистому многовершин-

ному прорастанию. Если сравнить выделенные нами типы прорастания с типами, предложенными Попцовым (1965, 1971), то, вероятно, 2 типа ускоренного и 3 типа замедленного прорастания соответствуют нормальному типу по Попцову, а 4-й тип замедленного прорастания и III группа типов — затрудненному типу прорастания. Выделенные нами типы прорастания семян отчасти совпадают также с группами семян, описанными Филимоновым (1954) и Вихиревой-Васильковой (1958). У первого автора в основном выражено только дружное прорастание семян культурных растений, а медленного почти нет. 1-я группа прорастания семян по Вихиревой-Васильковой соответствует взрывному типу, 2—4-я замедленным типам, а 5-я, по-видимому, типу IIIВ, где семена требуют особых условий прорастания.

Интересно проследить, какие же типы прорастания семян преобладают в тех или иных семействах, среди разных жизненных форм и эколого-фитоценотических типов.

В семействах, где исследованы семена более 3 видов, везде представлены растения, обладающие семенами I и II группы типов прорастания. Однако в 4 семействах с бóльшим числом видов можно отметить преобладание: в *Fabaceae* и *Poaceae* (60 и 80 %) — растений с семенами, прорастающими медленно; а в сем. *Asteraceae* (более 60 %) — ускоренно.

Среди кустарников и полукустарничков 60—70 % — виды с быстро прорастающими семенами, а у многолетних трав около 70 % — виды с медленно прорастающими семенами. У однолетников эти соотношения примерно одинаковые.

Что касается эколого-фитоценотических типов, то у пустынных видов значительно (75 %) преобладают растения с быстро прорастающими семенами; степно-пустынные и пустынно-степные виды представлены примерно одинаковым соотношением растений с быстро и медленно прорастающими семенами, а среди степных и горно-степных видов более половины — растения с медленно прорастающими семенами, как и среди луговых и галофильно-луговых видов.

Итак, в степях Казахстана и Монголии преобладают виды с медленно прорастающими семенами, так как это преимущественно злаки. В пустынях, где влаги в почве значительно меньше, наоборот, господствуют виды с быстро прорастающими семенами, так как это в основном кустарники и полукустарнички. Однако некоторые одноименные виды из Казахстана и Монголии имеют семена, прорастающие по-разному. Так, свежесобранные семена *Achnatherum splendens* из Монголии прорастают по взрывному типу (IА), а из Казахстана — по ускоренному (IБ). Казалось бы, это подтверждает мнение, что более южные растения имеют семена, прорастающие быстрее. Однако семена *Stipa orientalis* и *Artemisia frigida* в том и другом случае прорастают одинаково (тип IIА).

Оказывается, чем быстрее прорастают семена, тем меньше их накапливается в почве, что подтверждается данными З. Г. Беспаловой о содержании семян в слое 0—10 см в степных и пустынных сообществах Казахстана и Монголии (Комплексная..., 1976; Беспалова, 1977).

Следует иметь в виду, что характер прорастания свежесобранных семян зависит от года и времени их сбора. Так, у пустынного кустарника *Zygophyllum xanthoxylon* семена после первого и второго цветения имеют разную всхожесть (71 и 97 %) и различный тип прорастания (IIА и IА).

Интересно посмотреть, как ведут себя семена одноименных видов в других регионах и наблюдаются ли среди других типов растительности растения, семенам которых свойственны типы прорастания, характеризованные выше.

Оказалось, что у некоторых видов в разных регионах характер прорастания семян одинаков. Так, памирские семена *Ceratoides papposa*, *Artemisia pamirica*, *A. macrocephala* прорастают так же быстро, как и монгольские (Свешникова, 1948; Райкова, 1962; Стешенко, 1963), а у *Zygophyllum rosovii* (IIIВ) требуют пониженной температуры для прорастания (Свешникова, 1948). По данным О. Н. Гранитовой (1955), такие среднеазиатские виды, как *Agropyron desertorum* (IIБ), *A. cristatum* (IIА), *Poa*

bulbosa (IIБ) также показали результаты, соответствующие нашим наблюдениям. Однако самый интересный факт, который нам удалось обнаружить, это одинаковый тип (IA, взрывной) прорастания семян *Androsace septentrionalis*, произрастающего в тундре (Полозова, 1974) и в Гоби.

Данные многих авторов подтверждают естественность выделенных нами типов прорастания свежесобранных семян.

По типу IA в тундрах Полярного Урала прорастают семена многих ив: *Salix arctica*, *S. hastata*, *S. lanata* и др., а также *Artemisia tilesii*, *Oxytropis sordida* (Стешенко, 1966). В Украинских Карпатах быстро прорастают (I группа типов) семена *Phleum alpinum*, *Arnica montana*, *Leucanthemum vulgare* и др. (Вайнагий, 1962). Очень быстро прорастают семена черного саксаула (IA), растущего в Каракумах (Суслова, 1935; Перская, 1955).

По типу IIA (медленное прорастание с максимумом в начале его) прорастают семена *Papaver lapponicum*, *Lloydia serotina* и др. из арктической горной тундры (Вихирева-Василькова, 1958), семена *Briza media*, *Scrophularia scopolii* и др. из Украинских Карпат (Вайнагий, 1962).

По типу IIВ (медленное прорастание с максимумом в конце его) прорастают семена растений Украинских Карпат *Parageum montanum* (= *Sieversia montana*), *Homogyne alpina*, *Potentilla aurea* и др. (Вайнагий, 1962).

По типу IIГ (медленное равномерное порционное прорастание) прорастают семена горных тундровых растений *Oxytropis nigrescens*, *Astragalus umbellatus* (Вихирева-Василькова, 1958). Примеры эти можно умножить, но уже приведенные свидетельствуют о единой схеме типов прорастания семян, которую еще нужно далее разрабатывать и уточнять.

Таким образом, в результате изучения всхожести свежесобранных семян 121 степных и пустынных видов из Казахстана и Монголии удалось выделить 9 типов прорастания. У одних видов тип прорастания семян сохраняется при их хранении, а у других изменяется (ускоряется или растягивается). Выделенные типы прорастания наблюдаются и у свежесобранных семян растений из других типов растительности. Все это свидетельствует о том, насколько сложен, разнообразен и лабилен процесс прорастания семян. Он требует дальнейшего тщательного изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беспалова З. Г. Состав и запасы семян в почвах пустынно-степных и пустынных сообществ Северной Гоби // Растительный и животный мир Монголии. Л., 1977. С. 136—142.

Беспалова З. Г., Борисова И. В. Всхожесть и особенности прорастания зериовок ковылей *Stipa* L. (*Poaceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 8. С. 1081—1090.

Беспалова З. Г., Борисова И. В., Калесник М. Н. Всхожесть и характер прорастания семян некоторых монгольских видов рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 792—799.

Беспалова З. Г., Борисова И. В., Попова Т. А., Ж. Санжид. Семенное возобновление растений // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. I. Л., 1980. С. 154—175.

Беспалова З. Г., Борисова И. В., Ж. Санжид. Всхожесть и характер прорастания семянок некоторых видов полыни (*Artemisia* L.) Центрального Казахстана и Монголии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1321—1328.

Борисова И. В. Всхожесть и характер прорастания свежесобранных семян растений степных и пустынных сообществ Монголии // Тез. докл. VI Всесоюзн. совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь, 1974. С. 14—17.

Вайнагий И. В. Биология генеративного размножения травянистых растений Украинских Карпат: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1962. 15 с.

Вихирева-Василькова В. В. О прорастании семян некоторых арктических растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 7. С. 1024—1029.

Гранитова О. Н. Влияние температуры и влажности на прорастание семян некоторых среднеазиатских растений // Тр. Инст. бот. АН УзССР. 1955. Т. 3. С. 61—101.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 443 с.

Жизнеспособность семян. М., 1978. 415 с.

Ионесова А. С. Физиология семян дикорастущих пустынных растений. Ташкент, 1970. 152 с.

Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л., 1976. 292 с.

Перская А. Д. Плоды и семена древесно-кустарниковых пород-пескоукрепителей пустынь Средней Азии // Тр. Репетекской песчано-пустынной ст. АН ТуркмССР. Ашхабад, 1955. Т. 3. С. 235—293.

Полозова Т. Г. Некоторые данные о всхожести семян тундровых растений Западного Таймыра // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 588—592.

Попцов А. В. Биология затрудненного прорастания семян // Докл. на соиск. уч. степ. д-ра биол. наук. М., 1965. 34 с.

Попцов А. В. Представление о типе нормального (незатрудненного) прорастания и значение его при изучении биологии прорастания семян интродуцентов // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск, 1971. С. 96—105.

Проскоряков Е. И. Приспособления прорастающих семян растений средне-азиатской флоры: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Самарканд, 1952. 23 с.

Райкова И. А. К биологии прорастания и всхожести семян некоторых памирских растений // Научн. тр. Ташк. гос. унив., биология. 1962. Вып. 210. С. 155—186.

Свешникова В. М. О всхожести семян растений высокогорных пустынь Памира // Докл. АН СССР. 1948. Т. 41. № 5. С. 925—927.

Свешникова В. М. Некоторые данные о всхожести семян растений высокогорных лугов Памира // Докл. АН ТаджССР. 1962. Т. 5. № 2. С. 45—48.

Стешенко А. П. Биология свежесобранных семян у растений высокогорий Памира // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 7. С. 965—978.

Стешенко А. П. О всхожести семян растений Полярного Урала // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 2. С. 221—234.

Суслова М. И. Прорастание семян деревьев и кустарников пустыни Каракум // Пробл. растениеводч. освоения пустынь. Л., 1935. Вып. 4.

Филимонов М. А. Особенности прорастания семян злаковых и бобовых кормовых культур // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1954. Т. 59. Вып. 2. С. 33—38.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шацкая М. Г. Некоторые биологические особенности семян эфемеровых растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1963. 16 с.

Шумилина З. К. Подготовка к посеву семян древесных и кустарниковых пород. М.—Л., 1949. 48 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 V 1996

SUMMARY

Nine types of seed germination are recognised on the basis of the study of 121 steppe and desert species. Germination types of freshly collected and stored seeds of one group of species are similar, in other group germination is accelerated or, alternatively, slowed down after seed storing. The seed germination types identified in steppe and desert species are also found in plants belonging to other vegetation types.

УДК 581.14 : 581.44 : 582.632.2

© А. В. Тихомиров

КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА УРОВНЯ РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВ *QUERCUS ROBUR* (*FAGACEAE*) ПО ИХ МОРФОАНАТОМИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

A. V. TIKHOMIROV. COMPLEX ESTIMATION OF THE LEVEL OF SHOOT DEVELOPMENT IN *QUERCUS ROBUR* (*FAGACEAE*) USING MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL PARAMETERS

Для характернстнкн состояния разновозрастных побегов *Quercus robur* предложен метод оценкн степени нх развнтия с помощью комплексного показателя, представляющего собой среднюю велнчину оценок уровня развнтия отдельных признаков (в баллах), связанных с состояннем побегов. Едннная 10-балльная шкала развнтня прнзнаков стронтся с учетом значеннй их пределов и особенностей взанмосвязн, наблюдаемых прн морфогенезе побегов в различных условнях роста. В связн с этнм признакн подразделяются на «полные» и «неполные». В качестве тестовых прнзнаков нспользованы длина н днаметр стебля побега, размеры текущего раднального прнроста ранней н поздней древеснны, особенности формнрования вторнчных лубяных волокон. Граннца между ослабленнымн н относнтельно хорошо развнтымн побегамн составляет велнчнну, равную 4.5 едннннцам комплексного показателя развнтия.

Выяснить оценку состояния как обобщенную физиолого-биохимическую характеристику растения или его частей нередко бывает трудно из-за сложности определения соответствующих показателей. На практике для выявления состояния часто используют различные относительно легко учитываемые тестовые структурные признаки, особенности формирования которых зависят от состояния организма. Число проблем, возникающих при сравнительном анализе состояния нескольких объектов на основе различных тестовых признаков, уменьшается, если пользоваться комплексным универсальным показателем. Принципиально подобная задача решается методом оценки в относительных величинах уровня изменчивости признаков. Так, при сравнении степени развития отдельных признаков используют нормированное отклонение, рассчитываемое на основе таких статистических показателей, как средняя арифметическая и среднее квадратическое отклонение (Плохинский, 1970). Для комплексной характеристики по нескольким признакам с учетом их нормированного отклонения Г. Н. Зайцев (1983) предложил использовать показатель атипичности.

Однако оказалось, что при расчете уровня развития признаков с целью характеристики состояния способ нормированного отклонения имеет ряд недостатков: например, нельзя учесть возможность существования значительной нелинейной зависимости между уровнем развития признака и состоянием объекта изучения. Стремясь преодолеть эту трудность, С. А. Шавнин и В. К. Калинин (1990) предложили метод расчета комплексного показателя, в котором определенного типа нелиейная зависимость между состоянием и признаком вводится априорно, с использованием обобщенной функции желательности Харрингтона. Вместе с тем во всех этих способах расчета предусматривается обязательное наличие контрольной или эталонной группы растений, состояние которой чаще всего можно оценить только относительно или приблизительно, что при сравнительном анализе множества объектов и использовании различных тестовых признаков создает дополнительные трудности.

Задача упрощается, если весь спектр возможных состояний и связанных с ними

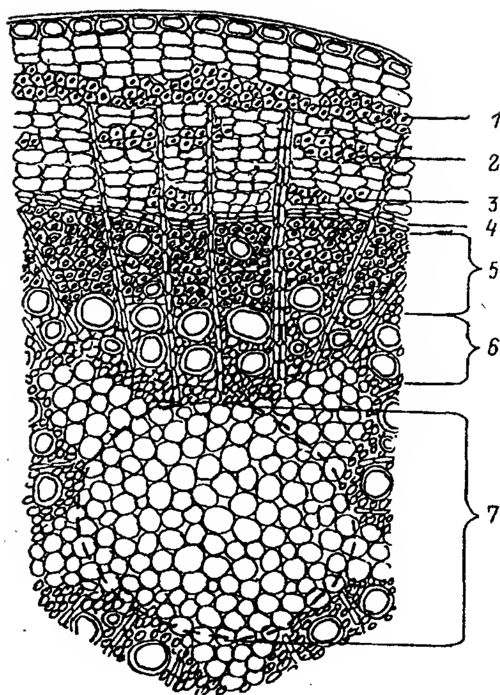


Рис. 1. Поперечный срез стебля однолетнего побега *Quercus robur*.

1 — первичные лубяные волокна; *2* — вторичные лубяные волокна (1-й ряд); *3* — вторичные лубяные волокна (2-й ряд); *4* — камбий; *5* — поздняя древесина; *6* — ранняя древесина; *7* — сердцевина (внутренний диаметр).

уровней развития организма или его частей рассматривать как ряд последовательных поэтапных переходов между двумя крайними состояниями — оптимальным и сублетальным. Критерии, характеризующие эти состояния, можно установить с помощью тестовых признаков, анализируя особенности их взаимосвязи и изменчивости. Стандартизация конкретных значений тестовых признаков производится при помощи их оценок по 10-балльной шкале в пределах всего спектра состояний.

Большая часть тестовых структурных признаков организма формируется в результате тесно связанных с его состоянием процессов роста и развития, поэтому правильнее будет обозначить получаемые на их основе значения как показатели уровня развития. При использовании нескольких тестовых признаков обобщенная характеристика в виде комплексного показателя развития рассчитывается как средняя арифметическая из значений отдельных признаков, полученных по 10-балльной шкале.

Объектом исследования в данной работе являлись стебли разновозрастных побегов дуба черешчатого *Quercus robur* L.

Продолжительность роста побегов дуба в длину (от разверзания почки до формирования новой) составляет около 25 дней (Грудзинская, 1964; Данилов и др., 1975). Интенсивность роста довольно высокая, до 3—5 см в 1 сут (Данилов, 1971). Прирост стебля побега по диаметру более длителен и определяется уровнем камбиальной активности, которая у дуба прослеживается до конца августа—начала сентября (Вихров, 1954; Грудзинская, 1962; Елагин, 1962; Хашес, Михлина, 1978).

В общем виде морфогенез стеблевой части побега у древесных растений имеет следующие этапы. Вначале из апикальной меристемы формируются первичные ткани, такие как эпидерма, первичная кора и сердцевина. Ткани прокамбиального происхождения — первичная флоэма и первичная ксилема — образуются в период интенсивного удлинения побега, после раскрытия почки. В большинстве случаев в зоне первичной флоэмы развиваются группы толстостенных лигнифицированных первичных волокон, расположенных прерывистым кольцом непосредственно под паренхимой первичной коры. Затем возникают вторичные ткани — вторичная флоэма и вторичная ксилема, формируемые камбием, а также перидерма (Раскатов, 1979).

Сердцевина стебля у дуба имеет 5-лопастную форму и состоит из крупных паренхимных клеток (рис. 1). Ее размеры в течение некоторого времени могут увеличиваться (Раскатов, 1974). Прекращение формирования сердцевины совпадает с окончанием развития пластинок листьев (Новрузова, 1977).

У дуба на поперечном срезе стебля зоны ранней и поздней древесины достаточно хорошо различимы. Ранняя древесина состоит в основном из крупных сосудов. В зоне поздней древесины сосуды занимают меньшую площадь и, как правило, имеют

меньший диаметр. Правда, следует отметить, что в первые годы жизни дерева различие по диаметру сосудов у ранней и поздней древесины выражено в меньшей степени, чем в более старшем возрасте (Вихров, 1954; Чистякова, 1959).

Образование элементов поздней древесины начинается в период закладки пазушных почек и перехода верхушечной почки в состояние покоя (Кондратьева-Мельвиль, 1967) и совпадает с окончанием развития листовых пластинок (Новрузова, 1977). На размер сосудов поздней древесины влияет интенсивность побегообразования. Увеличение времени формирования побегов или повторение циклов их развития приводит к образованию древесины раннего типа (Грудзинская, 1962). В худших условиях роста доля поздней древесины в годичном кольце уменьшается (Вихров, 1954).

У 1-летних стеблей дуба в зоне протофлоэмы осенью формируется арматурное кольцо, составленное из групп первичных волокон и склереид. Вторичные лубяные волокна начинают закладываться в июне в прикамбиальной зоне. В течение лета может быть заложено несколько рядов таких волокон (Спесивцева, 1982).

Наблюдается связь между условиями развития побега и процессом формирования вторичных лубяных волокон. Так, у быстрорастущих форм *Populus tremula* L. на поперечном срезе стебля образуется почти сплошное кольцо из волокон, а у медленнорастущих деревьев — прерывистое (Косиченко, 1980). Отмечается, что у различных видов деревьев и кустарников в стеблях 1-летних укороченных побегов по сравнению со стеблями удлиненных вторичные лубяные волокна отсутствуют или развиты очень слабо (Паутов, 1987).

У *Quercus robur* нет четко выраженного деления побегов на генеративные и вегетативные (Минина, 1954, 1960; Серебряков, 1962), хотя мужские побеги обычно бывают менее развиты (Гончаренко, 1968). По существу укороченный вегетативный побег гомологичен основанию удлиненного побега и представляет собой сильно разросшуюся почку (Паутов, 1987; Паутов, Борисовская, 1988). Эти данные указывают на то, что у дуба нет принципиальной разницы между морфогенезом укороченных и морфогенезом удлиненных побегов: они различаются только по уровню своего развития.

Цель данной работы — изучение морфогенеза стебля у 1-, 2- и 3-летних побегов *Quercus robur*, формирующихся в различных условиях роста, выявление тестовых признаков, их анализ и разработка метода комплексной оценки уровня развития таких побегов.

Материал и методика

Работа проведена в Теллермановском опытном лесничестве Воронежской обл. Изучали стебли 1-, 2- и 3-летних побегов дуба. Побеги для сравнительного анализа брали у 3-летних сеянцев, выращенных в различных по освещению условиях, а также у ветвей модельных деревьев (из верхней и нижней частей кроны). Моделями служили деревья различного состояния и возраста (40—200 лет). Весенние и летние побеги одного возраста учитывались как самостоятельные. Всего было взято 58 сеянцев, 50 моделей, проведен анализ 987 побегов.

Сеянцы росли на контрольном и опытном участках, представляющих собой соседние площадки на открытой местности размером 1 × 2 м. На площадках был проведен рядовой посев желудей с расстоянием между рядами 20 см, а в ряду — 1 см. Опытный участок в первый год роста сеянцев в середине июня был затенен щитами. Затенение сохранялось и в последующие два года. Освещенность опытного участка в коротковолновом диапазоне составляла менее 10 % от освещенности контрольного участка. Анализ побегов осуществляли на 3-й год роста сеянцев. К тому времени их отпад на затененном участке был более 50 % от исходного количества. Исследование погибших сеянцев проводили весной, а жизнеспособных — осенью. Сеянцы для анализа стеблей побегов в пределах участка отбирали методом случайной выборки.

Для изучения связи признаков с состоянием побегов последние группировались в зависимости от условий их роста. У сеянцев были выделены три группы — контроль-

ная, где растения выросли без затенения, и две опытные. В одной из опытных групп собраны ослабленные затенением, но живые растения, в другой — отмершие.

У модельных деревьев исследовали побеги на ветвях из верхней и нижней частей кроны. В пределах отдельной ветви отбирали по два 1-летних побега из периферийной, средней и внутренней ее частей, а так же соответствующие им 2- и 3-летние побеги. Для увеличения репрезентативности материала дополнительно собраны с ветвей модельных деревьев и проанализированы 200 2-летних побегов. Эти данные были использованы при расчете нормированной системы взаимосвязи тестовых признаков.

Из всех проанализированных по морфо-анатомическим показателям побегов, взятых с ветвей модельных деревьев, были отобраны две группы побегов с учетом признаков, характеризующих общефункциональное состояние ветви. В первую группу вошли побеги с ветвей, не имевших ясно выраженных признаков ослабления; во вторую — побеги с явно ослабленных ветвей, характеризуемых значительной изреженностью, наличием повышенного количества отмерших веточек и побегов.

В качестве тестовых признаков, связанных с состоянием побега, были выделены длина и диаметр стебля, диаметр сердцевины, величина текущего годичного радиального прироста ранней и поздней древесины, характер формирования вторичных лубяных волокон. Учитывались только результаты по последнему вегетационному периоду.

Длину стебля побега измеряли линейкой с точностью до 1 мм, диаметр стебля в средней его части определяли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Анатомические измерения проводили под микроскопом на временных препаратах с точностью до 0.02 мм. Поперечный срез стебля побега делали в средней его части с помощью бритвы. Для усиления контраста срез помещали в раствор Люголя (иод с иодистым калием). У 1-летних побегов определяли внутренний диаметр сердцевины — расстояние между вогнутыми, межлопастными ее элементами (рис. 1). У всех побегов определяли ширину годичного радиального прироста в зонах ранней и поздней древесины. Так как у стеблей дуба весенние сосуды в годичном кольце не всегда образуют непрерывный ряд, а близкие к ним по размерам сосуды могут формироваться и в более поздние сроки, выделение зоны ранней древесины проводили, используя критерий, согласно которому крупные сосуды, аналогичные по размерам весенним, составляли не менее 50 % от площади выделяемой зоны (оценка визуальная). На основе полученных данных рассчитывали также величину отношения поздней древесины к ранней и общий размер годичного прироста.

Во флоэме в зоне прироста текущего года учитывали наличие и характер расположения групп вторичных лубяных волокон, образующих на поперечном срезе тангенциально ориентированные ряды. Степень заполненности, непрерывности такого ряда может быть различной. Для оценки доли лубяных волокон в условно-непрерывном ряду использован показатель, названный полнотой ряда. Он измерялся в баллах от 0 до 10, где 0 — отсутствие волокон, 10 — полное заполнение ряда, за исключением промежутков, занятых сердцевинными лучами. Оценка проводилась визуально. Если за вегетационный период образовалось несколько рядов лубяных волокон, то данный показатель определяли только для наружного ряда. Учитывали также и общее количество таких рядов. При этом первичные волокна, образующие в 1-летних побегах, как правило, непрерывное внешнее арматурное кольцо, во внимание не принимались.

На начальном этапе работы для оценки связи признака с состоянием побега и отбора тестовых признаков использовали критерий Стъюдента. В дальнейшем количественную оценку уровня такой связи проводили на основе значения показателя силы влияния (η_x^2), представляющего собой отношение факториальной дисперсии к общей дисперсии (Плохинский, 1970), определяемых с помощью дисперсионного анализа однофакторных комплексов малых групп (Лакин, 1973).

При последовательной смене состояний от оптимального до сублетального, характер проявления тестовых признаков можно разделить на два типа. В одном

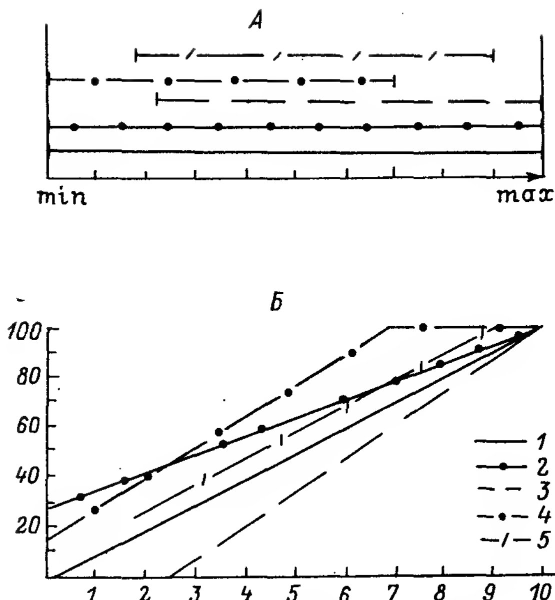


Рис. 2. Принципиальная схема взаимосвязи «полных» и «неполных» тестовых признаков при различных условиях развития побегов.

Тестовые признаки: *1*, *2* — полные; *3* — неполный по минимуму; *4* — неполный по максимуму; *5* — неполный по обоим пределам одновременно.

А — зоны изменчивости полных и неполных тестовых признаков в пределах вектора состояний побегов. По горизонтальной оси — вектор состояний, последовательно изменяющихся от сублетального (min) до оптимального (max). *Б* — общая нормированная система изменчивости тестовых признаков. По оси абсцисс — показатель состояния побегов, баллы; по оси ординат — значение тестового признака, % к его максимальной величине.

случае изменение значения признака происходит на протяжении всего спектра состояний. Условно обозначим такие признаки как «полные». Изменение других тестовых признаков наблюдается только в пределах некоторой части спектра. Обозначим их как «неполные». В зависимости от того, в какой части вектора состояний проявляются неполные тестовые признаки, они могут быть неполными по минимуму, неполными по максимуму или по обоим лимитам одновременно (рис. 2, *А*).

Для нормирования количественных оценок побегов по состоянию была использована объединенная система взаимосвязи тестовых признаков, построенная на основе декартовой системы координат. На ней по оси абсцисс разместили шкалу оценок состояний, последовательно изменяющихся от 0 (сублетальное состояние) до 10 баллов (оптимальное состояние), а по оси ординат — значения тестовых признаков (в % от их максимальной величины). Пример возможного распределения полных и неполных тестовых признаков в подобной системе в случае их прямой связи с состоянием показан на рис. 2, *Б*.

Для расчета нормированной системы взаимосвязи тестовых признаков были объединены все имеющиеся данные по таким признакам у одновозрастных побегов.

При определении лимитов тестовых признаков их минимальное значение устанавливали по фактической величине признака в анализируемом массиве данных, а максимальное — рассчитывали по формуле $M + 3\sigma$, т. е. к средней арифметической признака прибавляли утроенное значение среднего квадратического отклонения. Исключение составлял показатель полноты ряда, так как его наибольшая величина ограничена значением в 10 баллов.

Группируя все тестовые признаки попарно (по принципу каждый с каждым), определяли коэффициент парной корреляции, а также с помощью уравнений прямо-

линейной регрессии описывали зависимость между ними. При этом, рассматривая сравниваемые признаки как случайные величины (Теннат-Смит, 1988), определяли коэффициенты a и b в уравнении

$$Y = a + bX. \qquad (1)$$

Получаемые уравнения имели вид

$$P_1 = a_1 + b_1 P_2\,, \qquad (2)$$

$$P_2 = a_2 + b_2 P_1, \qquad (3)$$

где P_1 и P_2 — значения попарно сравниваемых тестовых признаков.

Данные уравнения были использованы при сравнительном анализе пределов тестовых признаков и разделении признаков на полные и неполные. Для этого определяли условное значение предела одного из признаков по отношению к однотипному по состоянию побега фактическому значению предела другого признака по формуле

$$\lim P_{1(i)} = a_1 + b_1 \lim P_i, \qquad (4)$$

где $\lim P_{1(i)}$ — условный предел одного признака по отношению к фактическому пределу другого; $\lim P_i$ — фактический предел другого признака.

При сравнении неполных признаков с полными значение фактического предела признака не равно значению его условного предела. При этом значения условных пределов неполных признаков находятся за пределами амплитуды их изменчивости. При сравнении полных признаков между собой фактический и условный пределы признака адекватны друг другу.

Для получения нормированных оценок показателей развития побегов пределы полных признаков принимали равными соответственно их функциональному значению — 0 (сублетальное состояние) и 10 баллам (оптимальное состояние).

Для неполных признаков с помощью уравнений взаимосвязи (4) рассчитывали значения их условных пределов, соответствующих пределам полных признаков, которые также принимали равными 0 и 10 баллам. В случае несовпадения значений условных пределов неполного признака по отношению к нескольким полным признакам определяли средневзвешенную величину условного предела с учетом коэффициентов корреляции данного неполного признака с полными.

Рассматривая оценки в 0 и 10 баллов как функцию от фактических значений пределов полных признаков и условных значений пределов неполных признаков, рассчитывали по каждому тестовому признаку частные линейные уравнения показателя развития, имеющие вид

$$\text{ПР}_i = a_i + b_i X_i\,, \qquad (5)$$

где ПР_i — показатель развития отдельного признака в баллах; a_i, b_i — коэффициенты частного линейного уравнения для данного признака; X_i — значение данного признака.

Расчет комплексного показателя развития побега проводили на основе частных уравнений по формуле

$$\text{КПР} = \frac{\sum_{i=1}^{n} (\text{ПР}_i \cdot \eta^2_{X_i})}{\sum_{i=1}^{n} \eta^2_{X_i}}\,, \qquad (6)$$

где КПР — комплексный показатель развития побега в относительных единицах; ПР_i — показатель развития отдельного признака; $\eta^2_{X,i}$ — показатель силы влияния признака.

В тех случаях, когда неполный по максимуму признак имел максимальное

значение, а ПР по остальным признакам превышал пороговую величину такого неполного признака, данный признак в расчет не включался.

Для сравнения значений тестовых признаков побегов с их расчетными величинами, соответствующими значениям КПР этих побегов, определяли такие показатели, как коэффициент парной корреляции, относительную ошибку (Зайцев, 1984), «коэффициент несовпадения» Тейла, изменяющийся по мере уменьшения взаимосвязи от 0 до 10 (Розенберг, 1989).

Результаты исследования

При изучении побегов *Q. robur* у сеянцев и ветвей деревьев, сгруппированных в зависимости от условий их роста по описанной выше методике, выявлено, что бóльшая часть анализируемых признаков в разных группах достоверно различается по критерию Стъюдента при доверительном уровне 99 %. Исключение составили только отдельные признаки в некоторых возрастных группах побегов (прочерк в табл. 1—4).

Показатель силы влияния (η^2_x) позволяет выразить в относительных величинах уровень связи признака с состоянием побега (табл. 1). Достоверность его значений по критерию Фишера соответствует доверительным уровням в пределах 99 или 99.9 %. Во многих случаях по отдельным признакам значения этого показателя для сеянцев и ветвей близки. Незначительная его величина (0.1—0.3) у большинства признаков, вероятнее всего, объясняется высокой изменчивостью побегов по состоянию в пределах группы. В дальнейшем при расчете комплексного показателя уровня развития побега использовались средние для сеянцев и ветвей значения показателя силы влияния.

В табл. 2 для 1-, 2- и 3-летних побегов приведены значения среднеарифметических, средних квадратических отклонений и коэффициентов вариации признаков, характеризующих общий массив данных в пределах одновозрастной группы. Все признаки обладают значительной изменчивостью. Наибольшая вариабельность наблюдается у таких признаков, как длина побега, ширина зоны поздней древесины, отношение приростов, число рядов и полнота ряда лубяных волокон.

Во всех случаях между изучаемыми признаками наблюдается положительная связь с достоверностью не ниже 99 % доверительного уровня. Исключение составляет только пара признаков у 2-летних побегов — размер ранней древесины и отношение приростов, где связь недостоверна. Большая часть пар признаков имеет средний или слабый уровень связи (r = 0.3—0.6). Более тесная связь отмечается между общим текущим радиальным приростом и его структурными составляющими — шириной зоны ранней и поздней древесины, диаметром побега. Тесно взаимосвязаны признаки, по которым характеризуются лубяные волокна. Среднее арифметическое значение коэффициента корреляции пар признаков у побегов всех возрастов равно $\bar{r}$ = 0.52.

На основе полученных по уравнениям (2) и (3) данных о взаимосвязи тестовых признаков было проведено попарное сравнение пределов признаков по формуле (4) и разделение признаков на полные и неполные. Затем были рассчитаны частные уравнения показателей развития по отдельным признакам (формула 5). Коэффициенты уравнений прямой линии, описывающие связь признаков с частными значениями показателя уровня развития побегов, выраженного в баллах, приведены в табл. 3. На рис. 3 эта связь представлена графически.

Из рассматриваемых 9 тестовых признаков 5 имеют наибольшую относительную изменчивость. Они были идентифицированы как полные. К ним относятся длина и диаметр стебля побега, диаметр сердцевины, общий текущий радиальный прирост, ширина ранней древесины. Их значения по шкале показателя развития изменяются от 0 до 10.

В качестве неполных признаков выделены ширина поздней древесины, отношение приростов, количество рядов и полнота ряда лубяных волокон. Все они являются неполными по минимуму, т. е. в сублетальных и близких к ним условиях развития

ТАБЛИЦА 1

Значения показателя силы влияния тестовых признаков для групп побегов, сформировавшихся в различных условиях

Признаки	Показатель силы влияния								
	1			2			3		
	сеянцы	ветви	всего	сеянцы	ветви	всего	сеянцы	ветви	всего
Длина стебля, мм	0.11	0.11	0.11	—	—	—	—	—	—
Диаметр стебля, мм	0.25	0.24	0.24	0.25	0.24	0.24	—	—	—
Диаметр сердцевины, мм	0.17	0.27	0.22	—	—	—	—	—	—
Ширина ранней древесины, мм	0.18	0.07	0.12	0.35	0.08	0.21	0.26	0.09	0.17
Ширина поздней древесины, мм	0.10	0.12	0.11	0.18	0.13	0.15	0.35	0.12	0.23
Общий текущий радиальный прирост древесины, мм	0.14	0.15	0.14	0.12	0.14	0.13	0.36	0.13	0.24
Отношение приростов	—	—	—	0.07	0.19	0.13	0.36	0.27	0.31
Число рядов лубяных волокон, шт.	0.21	0.31	0.25	0.41	0.47	0.44	0.23	0.28	0.25
Полнота ряда лубяных волокон, баллы	0.19	0.22	0.20	0.44	0.62	0.53	0.27	0.70	0.48
Число побегов в группах, шт.	108	219	327	69	118	187	48	55	103

Примечание. Побеги: 1 — 1-летние, 2 — 2-летние, 3 — 3-летние.

ТАБЛИЦА 2

Статистические показатели признаков за последний вегетационный период для групп побегов различного возраста

Признаки	Побеги								
	1-летние			2-летние			3-летние		
	M	±σ	*V*, %	*M*	±σ	*V*, %	*M*	±σ	*V*, %
Длина стебля, мм	50.9	56.9	112	—	—	—	—	—	—
Диаметр стебля, мм	2.01	0.97	48	2.59	1.16	45	—	—	—
Диаметр сердцевины, мм	0.56	0.23	41	—	—	—	—	—	—
Ширина ранней древесины, мм	0.11	0.06	54	0.12	0.08	64	0.11	0.09	82
Ширина поздней древесины, мм	0.10	0.15	146	0.09	0.18	201	0.16	0.32	205
Общий текущий радиальный прирост древесины, мм	0.21	0.18	83	0.21	0.22	104	0.27	0.38	141
Отношение приростов	—	—	—	0.71	1.21	170	1.13	1.49	132
Число рядов лубяных волокон, шт.	0.30	0.54	180	0.67	0.59	88	0.78	0.52	67
Полнота ряда лубяных волокон, баллы	0.75	1.59	212	3.02	3.30	109	3.65	3.33	91
Число побегов в группах, шт.		327			484			176	

ТАБЛИЦА 3

Значения коэффициентов уравнения линейной связи между показателем развития побега (функция) и морфо-анатомическими признаками побега (аргумент)

Признаки	Коэффициенты уравнения прямой линии					
	1		2		3	
	a	*b*	*a*	*b*	*a*	*b*
Длина стебля, мм	−0.044	0.044	—	—	—	—
Диаметр стебля, мм	−2.2	2.44	−2.45	2.04	—	—
Диаметр сердцевины, мм	−3.16	10.53	—	—	—	—
Ширина ранней древесины, мм	−1.91	42.55	−0.88	29.41	−0.96	27.4
Ширина поздней древесины, мм	1.11	15.87	1.56	12.99	0.86	8.23
Общий текущий радиальный прирост древесины, мм	−0.14	13.51	0.42	10.64	0.28	6.9
Отношение приростов	—	—	1.29	1.98	0.17	1.72
Число рядов лубяных волокон, шт.	1.38	4.31	0.08	4.03	−1.73	4.95
Полнота ряда лубяных волокон, баллы	1.54	1.51	0.57	0.71	−0.7	0.78

Примечание. Побеги: 1 — 1-летние, 2 — 2-летние, 3 — 3-летние; *a* — свободный член уравнения, *b* — коэффициент при аргументе.

эти признаки не формируются. Кроме того, показатель полноты ряда лубяных волокон у 2- и 3-летних побегов является неполным по максимуму, так как по мере улучшения условий развития его значения достигают верхнего предела и в дальнейшем не изменяются.

Как следует из приведенных характеристик частных уравнений показателя развития для неполных признаков (табл. 3; рис. 3) нижняя граница проявления таких признаков, как ширина слоя поздней древесины и отношение приростов, соответствует значениям 0.2—1.8 балла. Формирование вторичных лубяных волокон у 1-летних побегов начинается при относительно высоких значениях показателя развития, но с увеличением возраста эти значения уменьшаются. Для признака «полнота ряда лубяных волокон» у 1-летних побегов данная величина равна 3.0, а у 3-летних — 0.1 балла. По признаку «количество рядов лубяных волокон» у 1-летних побегов нижняя граница показателя развития равна 5.7, а у 3-летних — 3.2.

Для неполного по максимуму признака «полнота ряда лубяных волокон» верхняя граница значений показателя развития с возрастом также несколько понижается, у 2-летних побегов она равна 7.7, а у 3-летних — 7.1 балла.

Расчет комплексного показателя развития для каждого побега проводили согласно изложенной выше методике. С целью оценки репрезентативности данного показателя определяли критерии связи между теоретическими значениями отдельных признаков, соответствующими величине комплексного показателя для каждого побега, и их эмпирическими значениями (табл. 4). В большинстве случаев между ними наблюдается тесная связь.

Наибольшую связь с комплексным показателем развития имеют: у 1-летних побегов — диаметр стебля, диаметр сердцевины, ширина слоя ранней древесины и общий текущий радиальный прирост древесины; у 2-летних побегов — диаметр стебля, общий текущий радиальный прирост древесины и количество рядов лубяных волокон; у 3-летних побегов — общий текущий радиальный прирост древесины, ширина слоя поздней древесины и количество рядов лубяных волокон.

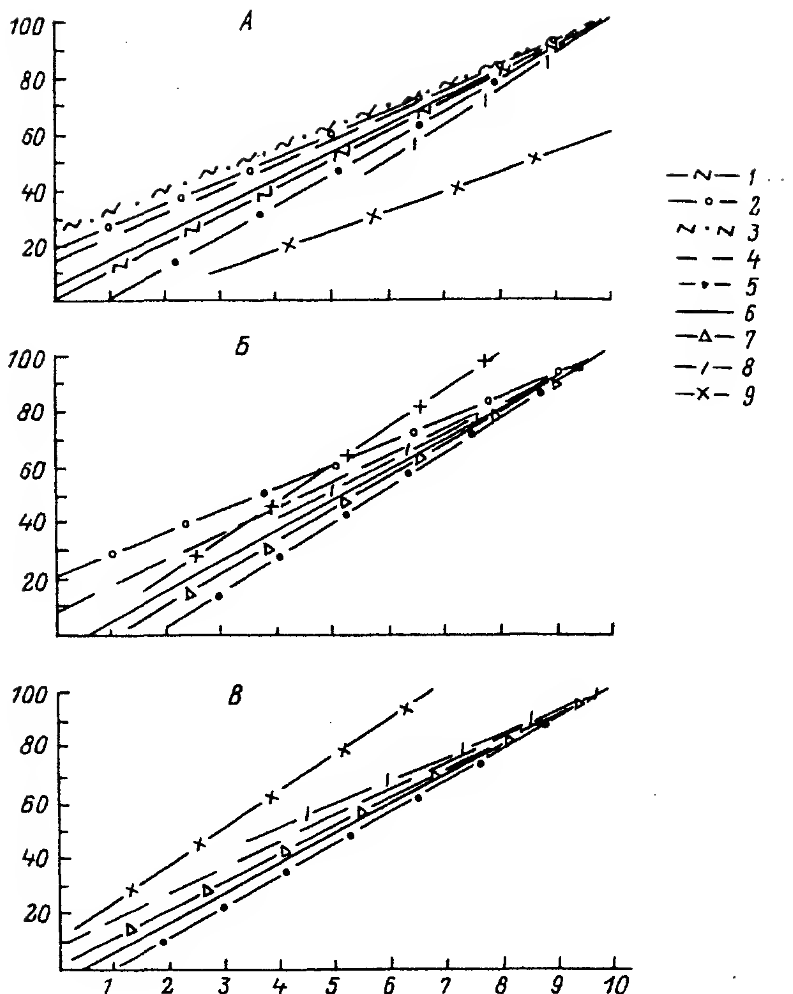


Рис. 3. Связь тестовых признаков с показателями развития побегов.

Побеги: *А* — 1-летние; *Б* — 2-летние; *В* — 3-летние. Признаки: *1* — длина стебля, *2* — диаметр стебля, *3* — диаметр сердцевины, *4* — радиальный прирост ранней древесины, *5* — радиальный прирост поздней древесины, *6* — общий текущий радиальный прирост древесины, *7* — отношение приростов, *8* — число рядов лубяных волокон, *9* — показатель полноты ряда лубяных волокон. По осям абсцисс — показатель развития побега, баллы; по осям ординат — значения тестового признака, % к его максимальной величине.

В группах сеянцев и ветвей, отобранных по описанной выше методике и существенно различающихся по своему состоянию, анализировали распределение побегов по комплексному показателю развития. Средние его значения по группам представлены в табл. 5. Разброс этих значений в контрольных, относительно здоровых группах варьирует в пределах от 2.8±0.58 до 4.8±0.53 единиц КПР, в ослабленных группах — от 1.0±0.14 до 1.9±0.12 ед. Усохшие в затенении сеянцы имеют среднее значение комплексного показателя развития, равное 1.2±0.21 ед. По данному показателю группы относительно здоровых, ослабленных и усохших одновозрастных побегов достоверно отличаются друг от друга.

Наибольшая изменчивость наблюдается в контрольных вариантах, где представлены побеги как с низким, так и с относительно высоким значением КПР. В ослабленных группах присутствуют побеги только с низким его значением (до 4.4 ед. КПР). В сублетальных условиях величина КПР побегов не выше 3.2 ед. Побеги,

ТАБЛИЦА 4

Критерии связи комплексного показателя развития с отдельными признаками побега

Признаки	Побеги 1-летние I	II	III	2-летние I	II	III	3-летние I	II	III
Длина стебля, мм	0.59	0.80	0.32	—	—	—	—	—	—
Диаметр стебля, мм	0.89	0.18	0.10	0.83	0.23	0.12	—	—	—
Диамстр сердцевины, мм	0.75	0.23	0.13	—	—	—	—	—	—
Ширина ранней древесины, мм	0.67	0.35	0.17	0.64	0.38	0.22	0.64	0.51	0.25
Ширина поздней древесины, мм	0.73	1.00	0.30	0.81	1.00	0.28	0.91	0.78	0.21
Общий текущий радиальный прирост древесины, мм	0.84	0.45	0.18	0.89	0.70	0.17	0.92	0.54	0.18
Отношение приростов	—	—	—	0.60	1.10	0.35	0.78	1.00	0.26
Число рядов лубяных волокон, шт.	0.80	0.97	0.28	0.82	0.70	0.19	0.68	0.63	0.21
Полнота ряда лубяных волокон, баллы	0.74	0.94	0.33	0.76	0.72	0.24	0.67	0.68	0.26

Примечание. I — коэффициент корреляции, II — относительная ошибка, III — критерий Тейла.

ТАБЛИЦА 5

Средние значения комплексного показателя развития (КПР) для побегов сеянцев и ветвей в различных условиях роста

Тип побегов	Побеги 1-летние n	КПР M	± σ	2-летние n	КПР M	± σ	3-летние n	КПР M	± σ
Относительно здоровые (контроль)									
Сеянцы	57	3.7	2.62	29	4.5	2.76	23	4.8	2.52
Ветви	108	3.8	1.75	50	4.4	2.36	20	2.8	2.00
Ослабленные (затенение)									
Сеянцы	38	1.7	0.71	30	1.9	0.67	25	1.5	1.00
Ветви	111	1.9	0.84	68	1.8	0.76	35	1.0	0.80
Усохшие (затенение)									
Сеянцы	13	0.8	0.54	10	1.2	0.66	—	—	—

имеющие значение КПР до 4.5 ед., можно охарактеризовать как ослабленные, а с более высоким показателем — как хорошо развитые.

Значения тестовых признаков, типичных для различных состояний побегов *Q. robur* и характеризуемых определенной величиной комплексного показателя развития, можно легко рассчитать, пользуясь коэффициентами линейных уравнений из табл. 3.

Обсуждение результатов

Показатель силы влияния (табл. 1) позволяет оценить относительный уровень связи тестовых признаков с состоянием побега. Этот уровень может быть различным. Для диаметра 1-летних стеблей показатель силы влияния η_x^2 = 0.24±0.01, а для длины побегов η_x^2 = 0.11±0.01, т. е. при оценке уровня развития побегов диаметр их стеблей как тестовый признак в 2 раза более информативен, чем длина побегов.

В этом плане интересен вывод K. Preston и L. Weeks (1990) о том, что при воздействии озоном на 1-летние сеянцы *Quercus agrifolia* Nee признак «диаметр нижней части стебля» оказался более чувствительным к озону, чем признак «длина верхних междоузлий». Можно предположить несколько причин обусловливающих различие в информативности этих признаков. Вероятно, процессы, обеспечивающие рост стебля по диаметру и в длину, могут быть не однотипно связаны с состоянием побега. Известно, что длина побега может увеличиваться не только с улучшением условий его роста, но и при воздействии такого угнетающего фактора, как затенение, что снижает уровень связи этого признака с состоянием побега. Кроме того, продолжительность роста стебля в длину и по диаметру может существенно различаться. Так, П. Б. Раскатов (1948), анализируя побеги *Pinus sylvestris* L., констатирует, что формирование длины и диаметра происходит под воздействием различающихся во времени экологических факторов. Г. А. Гончаренко (1968) пришла к выводу о бесперспективности использования такого признака, как «длина побега» у дуба, для прогнозирования плодоношения.

Диаметр стебля может увеличиваться в течение более длительного времени по сравнению с длиной и нести в себе информацию за более продолжительный период развития. Но вместе с тем такие признаки, как диаметр сердцевины и полнота 1-го ряда вторичных лубяных волокон, формируются за тот же начальный период вегетации, что и длина побега, но имеют более высокие значения показателя силы влияния. Возможно, конечный результат развития побега во многом предопределяется уже на первых этапах его морфогенеза.

С увеличением возраста побегов значения показателя силы влияния для тестового признака «отношение приростов» увеличиваются. Вероятно, это связано с прогрессирующим во времени процессом формирования признаков кольцесосудистости в древесине молодых стеблей дуба (Вихров, 1954; Чистякова, 1959) и, соответственно, более четким проявлением зон ранней и поздней древесины. Признак «общий текущий радиальный прирост древесины», в определенной мере характеризующий уровень камбиальной активности стебля в целом, проявляет относительно стабильную связь с состоянием у побегов всех 3 возрастов.

У всех побегов ранняя древесина является полным признаком, а поздняя — неполным по минимуму, начинающим формироваться при показателе развития равном в среднем 1.5 балла.

Лубяные волокна имеют более сложную зависимость от состояния и возраста побегов. У 1-летних стеблей признак «полнота ряда» является ярко выраженным неполным по минимуму. Он практически не достигает своего максимально возможного значения даже в хороших условиях развития, а у ослабленных побегов, как правило, не наблюдается. С увеличением возраста побега как верхняя, так и нижняя границы уровня развития по признаку «полнота ряда» снижаются. При этом у 2-летних побегов данный показатель является неполным по обоим пределам сразу, а у 3-летних побегов он характеризуется практически как неполный по максимуму. Интересно отметить, что подобная возрастная тенденция наблюдается и в дальнейшем. Так, в стволе ряд лубяных волокон формируется даже у очень сильно ослабленных деревьев. Наибольшая корреляция лубяных волокон с уровнем развития отмечается в 2-летних стеблях.

Как видно, результаты деятельности камбия по формированию ксилемы и флоэмы занимают основное место в предлагаемом методе оценки уровня развития побегов. При этом значимость отдельных признаков изменяется в зависимости как от состояния, так и от возраста побегов.

Рассматривая общую тенденцию изменения признаков побегов у *Q. robur* по мере улучшения условий их роста, можно сделать вывод о том, что увеличение уровня развития побегов сопровождается увеличением параметров таких структурных признаков, как поздняя древесина и вторичные лубяные волокна, т. е. тканей включающих в себя преимущественно склеренхимные волокна или состоящие из них. Эти данные являются подтверждением вывода А. А. Паутова и Г. М. Борисовской (1988) о более высокой степени склерификации хорошо развитых побегов.

Комплексный показатель развития позволяет получить сравнимые характеристики уровня развития побегов при использовании разнообразных признаков, связанных с состоянием этих побегов. Выделение неполных признаков дает возможность выявить и оценить нелинейные особенности связи таких признаков с состоянием, используя относительно простые в расчете уравнения линейной регрессии.

Определенное представление об уровне объективности комплексного показателя развития побегов дает табл. 5, из которой видно, что группы одновозрастных побегов различного состояния достоверно различаются по данному показателю. В большинстве случаев средние значения комплексного показателя у сеянцев и ветвей одного возраста и одной группы состояния близки друг к другу, что указывает на идентичность процессов роста стеблей побегов сеянцев и взрослых деревьев в условиях угнетения или приближенных к оптимальным.

У *Q. robur* встречаются побеги, по своим параметрам значительно превышающие обычные побеги кроны и не представленные в анализируемом массиве данных. Как правило, это порослевые или лидирующие побеги молодых деревьев. Такие побеги можно выделить в особую группу и рассчитать для них свой комплексный показатель развития либо оценить их по предлагаемому методу. В последнем случае величина комплексного показателя развития может существенно превышать 10 ед.

В целом можно заключить, что тестовые признаки могут быть по разному связаны с состоянием побега, так как его морфогенез находится под контролем разнообразных факторов, как внутренних, так и внешних, неоднозначно связанных с процессом формирования этих признаков. Уровень такой связи может изменяться и во времени. Отдельные признаки, условно названные неполными, меняются адекватно изменению уровня развития побега только в пределах ограниченного спектра возможных его состояний. Относительно тесную связь с состоянием побега имеют признаки, формирующиеся в результате деятельности камбия. Комплексный показатель развития позволяет использовать разнообразные тестовые признаки и учитывать особенности их взаимосвязи с состоянием побега. Он измеряется в унифицированных величинах, что дает возможность проводить сравнительный анализ побегов различного возраста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вихров В. Е. Строение и физико-механические свойства древесины дуба. М., 1954. 264 с.

Гончаренко Г. А. О длине побегов у плодоносящих деревьев дуба обыкновенного // Хозяйству в лесах Киевщины — научную основу. Тез. докл. III Научн.-произв. конф. по итогам научн.-иссл. работ и обобщению передового опыта. Киев, 1968. С. 56—58.

Грудзинская И. А. Зависимость строения годичного кольца древесины от развития побегов у дуба // Физиология древесных растений. М., 1962. С. 246—260.

Грудзинская И. А. Некоторые итоги изучения онтогенеза побегов дуба *Quercus robur* L. // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 3. С. 321—337.

Данилов М. Д. Сезонный рост листовых пластинок по площади у некоторых древесных пород // Лесоведение. 1971. № 4. С. 43—49.

Данилов М. Д., Гурьев Д. Г., Федоров П. Н. Некоторые особенности структуры дуба черешчатого в условиях северо-восточной части его ареала // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск, 1975. С. 13—17. (Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР. Вып. 91).

Елагин И. Н. Методика изучения процессов формирования годичного кольца дуба // Физиология древесных растений. М., 1962. С. 262—275.

Зайцев Г. Н. Оптимум и норма в интродукции растений. М., 1983. 270 с.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
Кондратьева-Мельвиль Е. А. Развитие структуры побега у однолетнего сеянца дуба *Quercus robur* L. // ДАН СССР. 1967. Т. 172. Вып. 1. С. 214—217.
Косиченко Н. Е. Особенности структуры коры и древесины осины различной энергии роста // Лесное хоз-во. 1980. № 5. С. 59—61.
Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973. 334 с.
Минина Е. Г. Биологические основы цветения и плодоношения дуба // Тр. Ин-та леса. М., 1954. Т. 17. С. 5—97.
Минина Е. Г. Определение пола у лесных древесных растений. (Сексуализация древесных) // Плодоношение дуба. М., 1960. С. 76—163. (Тр. Ин-та леса. Т. 47. Вып. 2).
Новрузова З. А. Формирование органов вегетативного побега древесных и кустарниковых растений. Баку, 1977. 141 с.
Паутов А. А. Строение сформированных удлиненных и укороченных годичных побегов у древесных двудольных // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1631—1636.
Паутов А. А., Борисовская Г. М. О некоторых особенностях анатомического строения удлиненных и укороченных побегов древесных растений // Вестн. ЛГУ. 1988. Сер. 3. № 3. С. 113—117.
Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970. 368 с.
Раскатов П. Б. Прирост годичных побегов сосны как показатель засухи // ДАН СССР. 1948. Т. 60. Вып. 7. С. 1257—1259.
Раскатов П. Б. Экологическая анатомия вегетативных органов деревьев и кустарников. Воронеж, 1979. 180 с.
Раскатов П. Б. Анатомия вегетативных органов древесных растений. Воронеж, 1974. 102 с.
Розенберг Г. С. Адекватность математического моделирования экологических систем // Экология. 1989. № 6. С. 8—14.
Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосемянных и хвойных. (Уч. пособие для вузов СССР). М., 1962. 378 с.
Спесивцева В. И. Онтогенез тканей коры у сеянцев дуба черешчатого. Деп. в ЦБНТИ лесхоз. М., 1982. № 112-лх. 5 с.
Теннат-Смит Д. Бейсик для статистиков. М., 1988. 208 с.
Хашес П. М., Михлина Л. Б. Дендрохронологические исследования сезонного прироста дуба черешчатого в связи с его повреждением листогрызущими насекомыми // Лесоводство и агролесомелиорация. 1978. Вып. 51. С. 44—48.
Чистякова О. Н. О возникновении кольцесосудистости у дуба черешчатого *Quercus robur* L. // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1959. № 1. С. 124—128.
Шавнин С. А., Калинин В. А. Методика оценки состояния древостоев, расположенных в зоне газопылевых загрязнений // Экологическое значение автомобильных дорог. Матер. 2-го Всесоюз. рабоч. совещ. М., 1990. С. 84—85.
Preston K. P., Weeks L. B. Ozone effects on the growth of California coast live oak (*Quercus agrifolia* Nee) // Phys. Geogr. 1990. Vol. 2. N 2. P. 120—130.

Институт лесоведения РАН
с. Успенское, Московская обл.

Получено 21 I 1992

SUMMARY

Estimation method to characterize the state of the shoots of different age in *Quercus robur* was offered. It presents complex index of mean values of characters of the level of shoot development reflecting the state of the shoot. Unified tenpoints scale of shoot development is drawn up examines their limits and reflects relationships in shoot morphogenesis under different growth conditions. In accordance with this principle, the characters are subdivided in «complete» and «incomplete» ones. As the test characters the length and diameter of the stem, the dimensions of current radial growth increment of early- and latewood, as well as the special features of secondary bast formation fibers were used. Boundary between the weakend and relatively well-developed shoots is equal to 4.5 units of complex developmental index.

УДК 581.9(571.1/.5) : 551(791+794)

© В. В. Украинцева

ФЛОРЫ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА И ГОЛОЦЕНА СИБИРИ

V. V. UKRAINTSEVA. LATE PLEISTOCENE AND HOLOCENE FLORAS OF SIBERIA

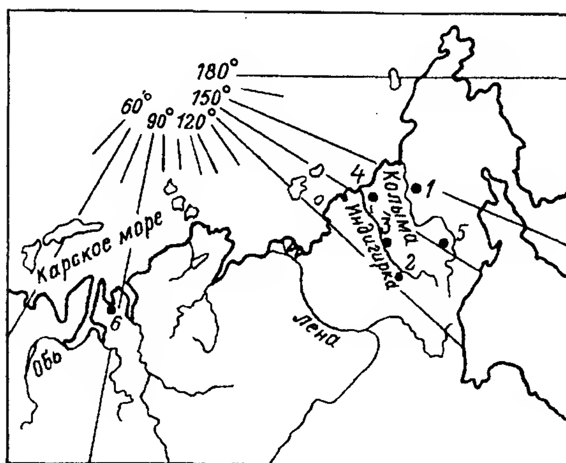
В статье обобщены палеоботанические данные, полученные при исследованиях остатков пищи ископаемых растительноядных животных (мамонта, лошади, бизона), обнаруженных в различных районах Сибири в 1901—1979 гг.

По берегам рек, озер, склонам оврагов из толщ Земли вымываются останки древних животных, некогда населявших обширные территории Евразии и Северной Америки. Одни из них совсем недавно вымерли (мамонт, шерстистый носорог, пещерный медведь), другие резко сократили свои ареалы (бизон, як, сайга), третьи находятся на грани вымирания, например овцебык. Такого рода останки имеют большую ценность как для палеонтологии, так и для геологии. Исключительно ценными для науки оказались найденные в различных районах Сибири мерзлые туши и скелеты растительноядных ископаемых животных, у которых хорошо сохранилось содержимое желудочно-кишечного тракта: таковы мамонты (березовский, шандринский, киргиляхский (мамонтенок «Дима»), юрибейский), селериканская лошадь, мылахчинский бизон (см. рисунок).

Попытки исследовать остатки пищи ископаемых растительноядных животных известны со второй половины XIX в. (Ф. Ф. Брандт, И. Ф. Шмальгаузен). Впервые возможность исследовать содержимое желудочно-кишечного тракта ископаемого животного представилась в самом начале XX в., когда в 1901 г. на р. Березовка, правом притоке р. Колыма, была найдена полностью сохранившаяся мерзлая туша мамонта (см. рисунок, *1*) с хорошо сохранившимся желудочно-кишечным трактом, наполненным остатками растений, которые он съел незадолго до своей гибели (Герц, 1902). В результате их изучения были получены первые достоверные данные о растениях, которыми питался этот мамонт, сообществах, служивших ему пастбищами, сезоне гибели животного (Сукачев, 1914). Эти остатки были изучены в палинологическом отношении лишь через 50 лет и дали ценнейшие результаты (Тихомиров, Куприянова, 1954; Куприянова, 1957). Результаты спорово-пыльцевого анализа остатков растительной пищи, сохранившихся между зубами и в ротовой полости шерстистого носорога (Гарутт и др., 1970), а также остатков пищи из различных отделов желудочно-кишечного тракта селериканской ископаемой лошади (см. рисунок, *2*) подтвердили перспективность палинологического метода исследований для реконструкций растительного покрова прошлых эпох (Тихомиров, Культина, 1973; Украинцева (Культина), 1977; Метельцева, 1979).

Теперь, когда усилиями многих исследователей содержимое желудочно-кишечного тракта ископаемых растительноядных животных, найденных на территории Сибири в 1901—1979 гг., изучено достаточно полно, можно с уверенностью сказать, что сохранившиеся остатки пищи следует рассматривать как своего рода уникальные «поверхностные пробы», «отобранные» животными незадолго до гибели.

Было установлено, что березовский мамонт погиб в конце июля—начале авгу-



Местонахождения ископаемых растительноядных животных и синхронных времени их жизни палеофлор (*1—6*).

1 — р. Березовка, 68° 30′ с. ш., березовский мамонт; *2* — р. Эльги, 64° 30′ с. ш., селериканская лошадь; *3* — р. Индигирка, 68° с. ш., мылахчинский бизон; *4* — р. Шандрин, 71° с. ш., шандринский мамонт; *5* — р. Киргилях, 63° 30′ с. ш., киргиляхский мамонт (мамонтенок «Дима»); *6* — р. Юрибей, 70° 54′ с. ш., юрибейский мамонт.

ста 44 000±3500 лет назад (л. н.); он свалился с крутого ледяного обрыва р. Березовка, сломал бедро и не смог уже встать. В это время созрели, но еще не обсыпались колоски осок, а также не обвалились созревшие плоды *Beckmannia eruciformis* и *Hordeum violaceum* (Сукачев, 1914), однако многие растения все еще цвели (Куприянова, 1957). Незадолго до смерти мамонт захватывал хоботом и ел те растения, которые росли в непосредственной близости от него. Умирая, он уже не смог проглотить их, и они так и остались между его плотно сжатыми зубами. Остатки этих растений с отпечатками зубов запечатлены на уникальной фотографии, сделанной В. Н. Сукачевым (1914). Селериканская лошадь (см. рисунок, *2*) погибла 38 590±1120 л. н. также в конце июля или в самом начале августа (Украинцева (Культина), 1977), когда в районе ее обитания и сопредельных районах еще цвело большинство видов травянистых растений; колоски осок уже созрели, однако еще не созрели зерновки злаков. У представителей семейств *Polygonaceae*, *Plantaginaceae*, *Rosaceae* плоды, вероятно, только начали созревать, в связи с чем было обнаружено лишь незначительное их количество среди остатков пищи лошади. Лошадь погибла внезапно (Тихомиров, Культина, 1973; Верещагин, 1981), не успев основательно переварить съеденное, поэтому по остаткам удалось установить растения, произраставшие в районе ее обитания. В конце июня—начале июля 29 000±1000 л. н. в среднем течении р. Индигирка погиб мылахчинский бизон (см. рисунок, *3*). В то время в районе его обитания цвело недостаточно много растений, уже начали созревать плоды осок, но не успели созреть зерновки злаков (Украинцева и др., 1978). Мамонт в среднем течении р. Шандрин (см. рисунок, *4*) погиб 40 350±880 л. н. ранней весной от асфиксии желудочно-кишечного тракта (Юдичев, Аверихин, 1982; Украинцева, 1986). Ранняя весна на 71° с. ш. — это время, когда растения еще покрыты плотным снегом, поэтому животное вынуждено было питаться ветошью прошлогодних растений, ветками кустарничков, кустарников и даже молодыми ветками лиственницы. Именно этим можно объяснить бедность таксономического состава цветковых растений, обилие макроостатков мхов и их спор в кишечном тракте мамонта (Солоневич и др., 1977) (см. таблицу). Наконец, киргиляхский мамонт (мамонтенок «Дима») погиб в бассейне среднего течения р. Киргилях (см. рисунок, *5*) 41 900±1000 л. н. в возрасте 7—8 месяцев; он еще питался молоком матери и поэтому в его желудочно-кишечном тракте не были найдены остатки

растительной пищи. Будь он постарше, он мог бы поедать росшие вокруг осоки (*Carex concolor*, *C. tripartita*, *C. vaginata*), стебли злаков, листочки ив и дернинки сфагновых мхов (вышеназванные растения были отобраны А. В. Логачевым непосредственно из-под трупа мамонтенка), а также ряд других растений, которые произрастали тогда в том месте (Белая, Кистерова, 1978; Никитин, 1981; Украинцева, 1981; Шило и др., 1983) (см. таблицу).

Таким образом, в результате исследований, проведенных по всем ныне известным находкам, выяснилось, что остатки пищи ископаемых растительноядных животных представляют собой уникальный палеоботанический объект. Пыльца и споры растений, которые в кишечных трактах животных практически не разрушаются, а также семена, которые перевариваются слабо и лишь местами имеют следы механических повреждений (трещины, разрывы и так далее), могут быть вполне достоверно определены до рода и вида. Сами же растения, в особенности представители лугового разнотравья, настолько сильно перевариваются, что их таксономическая принадлежность не всегда может быть установлена не только до вида, но и до рода.

Все, изложенное выше, показывает, что таксономический состав растений, который удается установить при изучении остатков пищи ископаемых животных, зависит от многих факторов — сезона и места кормежки животного, степени переваренности растений, а также возраста животного, как в случае с детенышем мамонта. **Тем не менее прн комплексном изучении растительных остатков пищи ископаемых животных** (подчеркнуто мною. — *В. У.*) удалось определить достаточно много растений, произраставших в районах обитания этих животных в позднем плейстоцене и голоцене (см. таблицу).

Анализ всех имеющихся на современном этапе данных (см. таблицу) позволяет сделать чрезвычайно важное заключение, а именно: список (или перечень) растений, полученный в результате комплексного изучения остатков пищи ископаемых растительноядных животных, правомерно рассматривать как местные более или менее полно реконструированные палеофлоры. Время существования такого рода палеофлор устанавливается методом радиоуглеродного анализа остатков пищи, частей скелетов и/или мягких тканей животных. Тот факт, что состав растений устанавливается по результатам комплексных исследований, а выявленные палеофлоры надежно датированы методом радиоуглеродного анализа и геолого-геоморфологическими данными, позволяет рассматривать эти палеофлоры как эталонные для районов, где они установлены (Украинцева, 1986; Ukraintseva, 1993). Их богатство определяется, прежде всего, богатством тех местных флор, которые существовали в прошлом в районах обитания ископаемых животных. Полнота выявления таксономического состава ископаемых флор зависит, в первую очередь, от тех местообитаний, что служили животным пастбищами, затем от избирательности животных к тем или другим растениям, от сезона гибели животного, и, наконец, от степени переваренности растений (Украинцева, 1986; Ukraintseva, 1993). В этом убеждаешься, сравнивая состав палеофлор (см. таблицу) и состав современных местных флор каждого из тех районов, где были обнаружены ископаемые животные (Соколова, 1977; Украинцева, Кожевников, 1979; Кожевников, 1981, и др.). Однако необходимо отметить, что состав некоторых палеофлор мог бы быть расширен за счет определения, в первую очередь, остатков злаков и осоковых (как их макроостатков, так и пыльцы). И в этом направлении предстоит еше много сделать. Достаточно привести 2 примера. В современной флоре района находки селериканской лошади в бассейне р. Эльги (см. рисунок, *2*) установлено 264 вида растений (Соколова, 1977), в том числе 33 вида злаков (16 родов) и 26 видов осоковых (2 рода), что составляет, по моим подсчетам, 12.5 и 9.8 % соответственно от всех видов, установленных М. В. Соколовой. Вместе на долю злаков и осоковых приходится 59 видов растений, или 22 % всего состава флоры. В составе палеофлоры, синхронной времени жизни селериканской лошади (38 590±1120 л. н.), установлено 96 таксонов цветковых растений рангов вида, рода, подсемейства и семейства. На данном этапе удалось идентифицировать по макроостаткам и пыльце лишь 11 таксонов злаков рангов вида, рода, подсемейства и

Флоры позднего плейстоцена и голоцена Сибири, установленные по результатам комплексных исследований содержимого желудочно-кишечного тракта ископаемых животных, захороненных in situ

Растения	Местонахождение											
	Березовка		Шандрин		Эльги		Индигирка		Киргилях		Юрибей	
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.			x	+	+		+				x	+
Larix sp.	x**	+							+		x	+
Picea obovata Ledeb.			+		+						+	
P. cf. *ajanensis* Fisch.					+							
Picea sp.									+			
Pinus pumila (Pall.) Regel			+		+		+		+			
P. sibirica Du Tour	+						+		+		+	
P. sylvestris L.					+				+			
Pinus sp.					+				+			
Juniperus sp.					+							
Salix cf. *caprea* L.					+							
S. cf. *hastata* L.					+							
S. glauca L.											x	+
S. nummularia Anderss.					+							
S. polaris Wahlenb.											x	
S. pulchra Cham.					+						x	
Salix sp.	x	+	x	+	x	+	x	+	x	+	x	+
Populus suaveolens Fisch.					+							
Populus sp.					+							
Betula sp. (sect. *Costatae*)					+							
Betula platyphylla Sukacz.					+		+		+			
B. pubescens Ehrh.	+											
Betula sp. (sect. *Betula*)	x**				+				+		+	
B. fruticosa Pall.						+						+
Betula sp. (sect. *Fruticosae*)										+		
Betula exilis Sukacz.				+		+		+		+		+
B. nana L.					x		x				x	+
Betula sp. (sect. *Nanae*)			x	+		+		+		+		+
Betula sp. sp.				+	x	+			x	+	x	+
Alnus hirsuta (Spach) Turcz. ex Rupr.		x	x	+	x	+		+		+		+
A. fruticosa Rupr.		x**	x	+	x	+		+		+		+
Alnus sp.		+		+	x(?)			x				
Corylus cf. *cornuta* Marsh.						+						
Ulmus japonica (Rehd.) Sarg.					+*							
U. pumila L.					+*							
Ulmus sp.					+*		+*					
Caragana jubata (Pall.) Poir.		+										
Typha latifolia L.						+		+				
Potamogeton sp.						x						
Agropyron cristatum (L.) Beauv.	x	+										
Agropyron sp.		+										
Agrostis sp.		+										
Alopecurus alpinus Smith	x	+										
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.										+		+
Beckmannia eruciformis (L.) Horst	x	+										
Bromus sibiricus Drob.		+										
Calamagrostis sp.				x		x						
Deschampsia sp.						x						
Elymus sp.		x										
Helictotrichon krylovii (Pavl.) Henrard		x				x						
Festuca sp.			x	+	x	+				x		

Растения	Местонахождение											
	Березовка		Шандрин		Эльги		Индигирка		Киргилях		Юрибей	
Festucoideae						x						
Glyceria sp.						x						
Hordeum violaceum Biss. et Huet		x										
Phalaris sp.						x						
Phragmites communis Trin.		+										
Phragmites sp.						x						
Poa arctica R. Br.				+		+				x		
Poa sp.			x	+		+				x		+
Poaceae	x	+	x	+	x	+	x	+	x	+	x	+
Carex bigelowii Torr. ex Schwein. subsp. *rigidioides* (Gorodk.) Egor.						+						
C. concolor Br.										x		x
C. pediformis C. A. Mey.						x						
C. tenuiflora Wahlenb.										x		
C. tripartita All.										x		
C. vaginata Tausch										x		
Carex sp.	x	+				x	x	+	x	+	x	+
Eriophorum cf. *brachyantherum* Trautv. et Mey.												x
E. polystachion L.										x	x	+
E. scheuchzeri Hoppe												x
E. vaginatum L.												x
Eriophorum sp.			x	+							x	+
Kobresia cf. *capilliformis* Ivanova						x						
K. filifolia (Turcz.) C. B. Clarke						x						
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz.						x						x
Kobresia sp.						+		x				
Cyperaceae	x	+	x	+	x	+	x	+	x	+	x	+
Juncus castaneus Smith												x
Juncus sp.					x	+						
Luzula sp.												x
Allium schoenoprasum L.						+						
A. strictum Schrad.						+						
Allium sp.										+		
Liliaceae								x				
Oxyria digyna (L.) Hill		+										
Polygonatum sp.								+				
Polygonum aviculare L.						+				+		
P. bistorta L.								+				+
P. foliosum Lindb. fil.								+				
P. scabrum Moench						+						
Polygonum sp.						+				+		x
Rumex acetosa L.		+				+				+		
R. acetosella L.		+										
R. arcticus Trautv.												x
Polygonaceae						x						
Atriplex sp.		+										
Chenopodium sp.						+						
Chenopodiaceae								+		+		+
Cerastium maximum L.												x
Cerastium sp.		+										
Dianthus sp.		+										
Lychnis sibirica L.						+						

Растения	Местонахождение					
	Березовка	Шандрин	Эльги	Индигирка	Киргилях	Юрибей
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.			+			
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.			+			
M. rubella (Wahlenb.) Hiern						x
Minuartia sp.		+				
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozh.						x
Gastrolychnis sp.	+					
Sagina sp.	+		+			
Silene sp.			+			
Stellaria jacutica Schischk.			+	+		
Stellaria sp.				+	+	+
Caryophyllaceae		+	x +		+	+
Nuphar pumila (Timm) DC.			+			
Nymphaea tetragona Georgi			+			
Caltha sibirica (Regel) Makino		+				
C. palustris L.	+					
Ranunculus acris L.	x					
R. affinis R. Br.	x					
R. gmelinii DC.						+
Ranunculus sp.		+	+	+		+
Thalictrum cf. *alpinum* L.						+
T. foetidum L.			+		+	
Ranunculaceae				+	+	+
Papaver pulvinatum Tolm.						+
Papaver sp.			+	+	+	+
Draba sp.						+
Brassicaceae	+		+	+	+	
Sedum telephium L.			+			x
Ribes sp.						x
Saxifraga hirculus L.						x
Saxifraga sp. sp.		+	+	+	+	x +
Comarum palustre L.						x +
Dryas punctata Juz.		+				x +
Dryas sp.						x
Potentilla hyparctica Malte			+			
P. stipularis L.			+			x
Potentilla sp. sp.	+		+	+	+	
Rosa sp.	+					
Rubus arcticus L.			+			
R. chamaemorus L.						x +
Sanguisorba officinalis L.	+		+		+	
Rosaceae	+	+	x +	+		
Astragalus sp.			+			
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell.			+	+		
Lathyrus pilosus Cham.			+	+		
Oxytropis sordida (Willd.) Pers		x +				
Fabaceae			+	+		
Epilobium sp.			+			
Chamerion sp.					+	
Aegopodium podagraria L. (?)	+					
Angelica dahurica (Fisch. ex Hoffm.) Benth. et Hook. fil. ex Franch. et Savat.			+			

Растения	Местонахождение											
	Березовка		Шандрин		Эльги		Индигирка		Киргилях		Юрибей	
Angelica sp.		+										
Apiaceae						+		+		+		+
Cassiope tetragona (Pall.) D. Don				+								
Vaccinium vitis-idaea L.			x	+								
Ericaceae			x	+		+	x	+		+	x	+
Gentiana sp.		+						+		+		
Phlox sibirica L.								+				
Polemonium boreale Adam								+				
Polemonium sp.										+		+
Lamiaceae				+		+						
Pedicularis sp.				+								
Plantago media L.		+										
Plantago sp.		+										
Plantaginaceae						x						
Valeriana capitata Pall.				+		+		+		+		+
Valeriana sp.												+
Aster alpinus L.		+				+		+		+		
Artemisia borealis Pall.						+						
A. dracunculus L.		+										
A. furcata Bieb.												+
A. tilesii Ledeb.												x
A. vulgaris L.		+		+		+						
Artemisia sp.		+		+		+		+		+		+
Cirsium sp.						+						
Lactuca sibirica (L.) Maxim.		+				+						
Nardosmia sp.												+
Saussurea sp.						+						
Tanacetum vulgare L.		+										
Asteraceae				+		+		+		+		+
Cichoriaceae								+				
Dicotyledoneae indeterm.	x	+	x	+	x	+	x	+	x	+	x	+
Monocotyledoneae indeterm.	x	+		x	x	+	x	+		x		x
Equisetum sp. sp.				+		+		+		+		+
Botrychium lunaria Sw.						+		+		+		
Huperzia selago (L.) Bernh.						+				+		
Lycopodium alpinum L.						+						
L. annotinum L.										+		
Lycopodium sp.								+		+		
Selaginella rupestris (L.) Spring (*S. sibirica* (Milde) Hieron.)		+				+		+		+		
S. selaginoides (L.) Link												
S. pleistocenica Ukraints.						+						x
Selaginella sp.								+		+		
Dryopteris sp.						+		+				
Polypodiaceae		+		+				+		+		
Hepaticae								+				
Sphagnum angustifolium C. Tens				x								
S. girgensohnii Russ.				x								
Sphagnum sp. (sect. *Subsecunda*)				x								
Sphagnum sp. (sect. *Palustria*)				x								
Sphagnum sp. sp.			x	+	x	+	x	+		+		+
Polytrichum communis Hedw.				x								
P. strictum Sm.				x		x						
Polytrichum sp. sp.			x	+		x						

Растения	Местонахождение					
	Березовка	Шандрин	Эльги	Индигирка	Киргилях	Юрибей
Dicranum sp.		+		+	+	+
Pottia sp.				+		
Distichium capilaceum (Hedw.) B. S. G.			x			
Tortula ruralis (Hedw.) Crome			x			
Bryum sp. sp.			x	x		
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	x	x				
Thuidium abietinum (Hedw.) Schwaegr.			x			
Thuidium sp.			x			
Drepanocladus fluitans (Hedw.) Warnst.	x					
Drepanocladus sp.			x			+
Calliergon sp.			x			+
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske		x		x		
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.			x			
Bryales	+	+	+	x +	x +	x +
Sporites indeterm.	x +		+	+	+	

Примечание. «x» — макроостатки (покровные ткани, сосудисто-волокнистые пучки, хвоя, семена, плоды); «+» — пыльца, споры; «*» — дальнезаносная пыльца; «**» — древесина под березовским мамонтом и в отложениях, его вмещающих.

семейства, что составляет 10.5 % перечня цветковых. С осоковыми дело обстоит лучше: в связи с тем, что в желудке лошади сохранились достаточно хорошо их плоды, удалось установить те виды, которым они принадлежали (Егорова, 1977). Другой пример. В современной флоре района находки детеныша мамонта (бассейн среднего течения р. Киргилях, см. рисунок, *5*) установлено 183 вида цветковых растений, в том числе 21 вид злаков (12 родов) и 12 видов осоковых (2 рода), или 11.5 и 6.5 % соответственно от всего состава местной флоры. Вместе же на долю злаков и осоковых приходится 18 % выявленного списка растений (Украинцева, Кожевников, 1979). В палеофлоре, синхронной времени жизни детеныша мамонта (41 000±900 л. н.), выявлено 52 таксона цветковых растений рангов вида, рода и семейства, причем злаки представлены в ней 5 таксонами (9.6), а осоковые — 6 (11.5) (см. таблицу). Изложенное выше показывает, что списки палеофлор, устанавливаемых по остаткам растений из кишечного тракта ископаемых животных, могут быть значительно пополнены, в основном за счет определения макроостатков, пыльцы злаков и осоковых.

Из 6 выявленных палеофлор 5, приуроченных к бассейнам рек Колыма и Индигирка (см. рисунок, *1*—*5*), датируются каргинским межледниковым интервалом, который охватывал, согласно существующим представлениям (Кинд, 1973), время в течение 25 000—50 000 л. н. Лишь одна палеофлора, приуроченная к среднему течению р. Юрибей, Гыданский п-ов (см. рисунок, *6*), датирована ранним голоценом (9730±300 л. н.) (Горлова, 1982; Станищева, 1982; Украинцева, 1982).

Палеофлора, синхронная времени жизни мамонта в бассейне р. Березовка (низовье р. Колыма, 44 000±3500 л. н.), характеризует тип флор раннекаргинского этапа потепления или начальных фаз его климатического оптимума.

Палеофлора, синхронная времени жизни детеныша мамонта в среднем течении р. Киргилях (верховья р. Колыма, 41 000±900 л. н.), характеризует тип флор первого холодного интервала внутри каргинской межледниковой эпохи, получившего название киргиляхского похолодания (Шило и др., 1983).

Две палеофлоры — палеофлора, синхронная времени жизни селериканской лошади в бассейне среднего течения р. Эльги (38 590±1120 л. н.), и палеофлора, синхронная времени жизни шандринского мамонта в бассейне р. Шандрин (40 350±880 л. н.), — характеризуют типы флор оптимальных фаз каргинского межледникового интервала в бассейне р. Индигирка.

Палеофлора, синхронная времени жизни бизона в бассейне р. Индигирка (29 500±1000 л. н.), характеризует тип флор начальной фазы завершающего этапа каргинского межледникового интервала, совпадающей с начальной фазой липовско-новоселовского потепления Сибири (Кинд, 1973).

Наиболее богатой в таксономическом отношении является палеофлора оптимальных фаз каргинского межледникового интервала в бассейне среднего течения р. Эльги (см. рисунок, *2*), которая достаточно полно отражает палеофлору региона в целом (см. таблицу). При сравнении ее с современной флорой окрестностей района находки селериканской лошади (Соколова, 1977) выявлено следующее.

1. Часть растений, представленных в палеофлоре, в первую очередь деревьев (*Picea ajanensis*, *P. obovata*, *Pinus sylvestris*, *Betula* sp. ex sect. *Costatae*), в составе современной флоры отсутствует, а ближайшие границы их ареалов удалены южнее на 1000 км и более от района местонахождения ископаемой флоры.
2. В составе палеофлоры присутствуют такие водные и прибрежно-водные растения, как *Nuphar pumila* и *Typha latifolia*, которых в современной флоре этого района нет.
3. Не представлен в современной флоре и род *Kobresia*, тогда как в палеофлоре установлено по остаткам 3 вида кобрезии (Егорова, 1977); причем *Kobresia* cf. *capilliformis* теперь является характерным растением части лесного пояса высокогорий Средней и Центральной Азии и Монголии; *K. filifolia* в бассейне р. Индигирка отсутствует, но встречается на Алтае, в восточной Сибири, Монголии, северо-западном Китае и изредка в азиатской части Арктики; лишь последний вид — *K. simpliciuscula* — известен для бассейна р. Индигирка, но в бассейне среднего течения р. Эльги не был обнаружен.
4. Большинство видов кустарников, кустарничков и травянистых растений, произрастающих в настоящее время в бассейне среднего течения р. Эльги, были представлены во флоре этого района уже 38 590±1120 л. н.
5. В палеофлоре уже в то время присутствовали некоторые виды степных современных сообществ (например, *Allium strictum*), луговых и менее сухих разностей степей (*Helictotrichon krylovii*, *Tralictrum foetidum*, *Aster alpinum*), а также виды, входящие в сообщества современных суходольных лугов и луговых степей (*Sanguisorba officinalis*, *Polemonium boreale*, *Kobresia filifolia*) (см. таблицу).
6. Однако бореальный характер палеофлоры района находки селериканской лошади устанавливается по присутствию в ее составе ряда деревьев, кустарников, некоторых водных и прибрежно-водных растений.
7. Несмотря на то что палеофлора бассейна р. Эльги выявлена относительно неполно, тем не менее она богаче в таксономическом отношении, чем современная флора этого района. Ископаемая флора по своему характеру ближе современным флорам более южных районов Якутии (Караваев, 1958; Караваев, Скрябин, 1971). Этот вывод достаточно хорошо согласуется с выводом М. П. Гричук (1973, 1976), показавшей, что виды и роды растений, установленные по пыльце в верхнеплейстоценовых отложениях Индигиро-Колымского горного района, в настоящее время на 99—100 % обитают совместно в районе Станового нагорья.

Палеофлора бассейна среднего течения р. Шандрин, низовье р. Индигирка (см. рисунок, *4*), также характеризующая флоры оптимальных фаз каргинского межледникового интервала в этом регионе, является наиболее бедной из всех установленных палеофлор, что обусловлено, в первую очередь, ее самым северным положением (71° с. ш.), а во-вторую, как показано выше, сезоном гибели животного. Это очень бедная бореального типа флора; по своему характеру она очень близка флорам современных монодоминантных лиственничных лесов и редколесий на самом северном пределе их распространения. В районе находки шандринского мамонта лиственница теперь не произрастает. Ближайшим районом, во флоре которого она представлена, является бассейн р. Эрча (в 200—250 км южнее).

В последние годы в сухих пещерах на плато Колорадо, штат Юта, США, были обнаружены остатки пищи мамонтов Mammuthus columbii в виде навозных шаров. Благодаря этим находкам и их изучению (Jennings, 1980; Agenbroad, 1984, 1985; Agenbroad et al., 1984) впервые получена возможность сравнить таксономический состав растений, установленных по остаткам пищи мамонтов в Евразии и в Северной Америке. Выяснилось (Agenbroad et al., 1984), что 42 % таксонов ранга семейства в списках этих флор оказались общими, что свидетельствует об общности сравниваемых палеофлор.

Выводы

1. Проведенные комплексные исследования содержимого желудочно-кишечного тракта ископаемых растительноядных животных (лошадь, бизон, 4 мамонта), обнаруженных в различных районах Сибири, показали, что остатки их пищи являются уникальным палеоботаническим объектом. Это своего рода «поверхностные пробы», «отобранные» животными в районах их обитания незадолго до гибели.

2. Таксономический состав растений, установленный при изучении этих проб, правомерно рассматривать как палеофлоры, синхронные времени жизни животных.

3. В связи с тем, что выявленные в бассейнах рек Колыма, Индигирка (Якутия) и Юрибей (Гыданский п-ов) палеофлоры надежно датированы методом радиоуглеродного анализа и данными геолого-геоморфологических исследований, есть все основания рассматривать их для районов исследований как эталонные, характеризующие типы палеофлор различных этапов каргинского межледникового интервала и раннего голоцена.

4. Таксономический состав палеофлор оптимальных фаз каргинского межледникового интервала в бассейне среднего течения р. Эльги (верховье р. Индигирка), и в бассейне среднего течения р. Шандрин (низовье р. Индигирка), указывает на отчетливо выраженную дифференциацию флор и зональность растительного покрова в этот интервал времени.

5. Каждая из установленных палеофлор обладает своеобразием, что обусловлено рядом факторов, и, в первую очередь, зональным их положением. Ядро этих палеофлор формировали виды, которые и в настоящее время произрастают в районах исследований.

6. Наиболее полно выявленной палеофлорой является флора оптимальных фаз каргинского межледникового интервала в бассейне р. Эльги (верховье р. Индигирка), в составе которой установлено 118 таксонов; 96 из них принадлежат высшим цветковым, 20 — высшим споровым растениям. На долю деревьев приходится 12 таксонов рангов вида и рода, что составляет немного более 12 % состава флоры цветковых; кустарники и кустарнички представлены 14 таксонами рангов вида и рода (или 15 % флоры цветковых); травы и мелкие кустарнички доминируют в составе этой флоры; на их долю приходится 72 таксона рангов вида, рода, подсемейства и семейства, что составляет 73 % всего состава флоры. Преобладающая роль принадлежит бореальным и гипоарктическим видам. Присутствие в составе палеофлоры бассейна среднего течения р. Эльги некоторых видов собственно степных сообществ, луговых степей и суходольных лугов достоверно свидетельствует о распространении

установленных видов и их сообществ в районе исследования в оптимальные фазы каргинского межледникового интервала.

7. Анализ таксономического состава флор, реконструированных по результатам комплексного изучения остатков пищи ископаемых растительноядных животных, захороненных in situ, свидетельствует о том, что на территории Сибири, по крайней мере в течение последних 50 тыс. лет, не было катастрофического изменения флор. Неуклонное похолодание климата в этот период вело к постепенному обеднению и преобразованию позднеплейстоценовых флор и становлению современных. При этом цикличность климатических изменений (Величко, 1973, 1981; Кинд, 1973; Архипов, 1983; Зубаков, 1986; Имбри, Имбри, 1988) придавала однонаправленному ходу эволюции флор и растительности волнообразный, пульсирующий характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архипов С. А. Корреляция четвертичных оледенений Сибири и Северо-Востока // Оледенения и палеоклиматы в плейстоцене. Новосибирск, 1983. С. 4—18.

Белая Б. И., Кистерова И. Б. Палинологические данные, полученные в связи с находкой мамонтенка летом 1977 года // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан, 1978. Вып. 24. С. 250—254.

Величко А. А. Природный процссс в плейстоцене. М., 1973. 375 с.

Величко А. А. К вопросу о последовательности и принципиальной структуре главных климатических ритмов плейстоцена // Вопросы палеогеографии ледниковых и перигляциальных областей. М., 1981. С. 220—246.

Верещагин Н. К. Тафономические замечания // Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л., 1981. С. 79—84.

Гарутт В. Е., Метельцева Е. П., Тихомиров Б. А. Новые данные о пище шерстистого носорога в Сибири // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. С. 113—126.

Герц О. Ф. Отчет начальника экспедиции Императорской Академии наук на Березовку для раскопок трупа мамонта // Изв. Имп. Акад. наук, 1902. Т. 16. № 4. С. 137—174.

Гричук М. П. Особенности плейстоценовой истории флоры в Индигиро-Колымском горном районе // Палинология плиоцена, плейстоцена. М., 1973. С. 116—120.

Гричук М. П. Об изменении видового состава флоры северо-востока Евразии в позднем кайнозое // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 145—155.

Горлова Р. Н. Растительные макроостатки, обнаруженные в желудочно-кишечном тракте юрибейского мамонта // Юрибейский мамонт. М., 1982. С. 37—43.

Егорова Т. В. Карпологический анализ растительных остатков пищи селериканской ископаемой лошади // Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л., 1977. С. 218—221.

Зубаков В. А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л., 1986. 288 с.

Имбри Д., Имбри К. П. Тайны ледниковых эпох. М., 1988. 262 с.

Караваев М. Н. Конспект флоры Якутии. М.; Л., 1958. 189 с.

Караваев М. Н., Скрябин С. З. Растительный мир Якутии. Якутск, 1971. 123 с.

Кинд Н. В. Хронология позднего антропогена по радиометрическим данным // Стратиграфия. Палеонтология. 1973. Том 4. С. 5—48.

Кожевников Ю. П. Ботанико-экологические наблюдения на Колыме в районе среднего течения р. Березовка и пос. Черский // Биология и экология растений бассейна р. Колымы. Владивосток, 1981. С. 78—88.

Куприянова Л. А. Анализ пыльцы растительных остатков из желудка березовского мамонта (к вопросу о характере растительности эпохи березовского мамонта) // Сборник памяти Африкана Николаевича Криштофовича. Сборник 4. М.; Л., 1957. С. 332—358.

Метельцева Е. П. Исследование растительных остатков пищи ископаемых животных // Частные методы изучения истории современных экосистем. М., 1979. С. 239—251.

Никитин В. П. Остатки растений из кишечника мамонтенка // Магаданский мамонтенок. Л., 1981. С. 242—246.

Соколова М. В. Сосудистые растения района находки ископаемой лошади // Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л., 1977. С. 254—264.

Солоневич Н. Г., Тихомиров Б. А., Украинцева В. В. Предварительные результаты исследований растительных остатков из желудочно-кишечного тракта шандринского мамонта (Якутия) // Там же. 1977. С. 277—280.

Станищева О. Н. Природная обстановка района гибели юрибейского мамонта // Юрибейский мамонт. М., 1982. С. 30—35.

Сукачев В. Н. Исследование растительных остатков из пищи мамонта, найденного на р. Березовка Якутской области // Научные результаты экспедиции, снаряженной Академией наук для раскопок мамонта, найденного на р. Березовка в 1901 году. Т. 3. С.-Петербург, 1914. С. 1—17.

Тихомиров Б. А., Культина В. В. Исследование пыльцы и спор из желудка селериканской ископаемой лошади // ДАН СССР. 1973. Т. 209. № 6. С. 1464—1466.

Тихомиров Б. А., Куприянова Л. А. Исследование пыльцы из растительных остатков пищи березовского мамонта // ДАН СССР. 1954. Т. 95. № 6. С. 1313—1315.

Украинцева (Культина) В. В. Реконструкция флоры и растительности времени жизни и гибели селериканской ископаемой лошади по палинологическим данным // Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л., 1977. С. 223—253.

Украинцева В. В. Природная среда и условия гибели мамонтенка // Магаданский мамонтенок. Л., 1981. С. 254—260.

Украинцева В. В. Природная среда и условия гибели мамонта в верхнем течении р. Юрибей (Гыданский п-ов) // Юрибейский мамонт. М., 1982. С. 19—29.

Украинцева В. В. Флора, растительность и природные условия Сибири в позднем антропогене (по результатам исследований содержимого кишечных трактов ископаемых животных и вмещающих их отложений): Дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1986. 491 с.

Украинцева В. В., Кожевников Ю. П. Растительный покров района находки киргиляхского мамонтенка (верховья Колымы) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 8. С. 987—992.

Украинцева В. В., Флеров К. К., Солоневич Н. Г. Ботанический анализ растительных остатков из желудочно-кишечного тракта бизона, найденного в Якутии // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 7. С. 1001—1004.

Шило Н. А., Ложкин А. В., Титов Э. Э., Шумилов Ю. В. Киргиляхский мамонтенок. М., 1983. 208 с.

Юдичев Ю. Ф., Аверихин А. И. О макро-микроморфологии органов брюшной полости мамонта и причинах его смерти // Мамонтовая фауна Азиатской части СССР. Л., 1982. С. 35—37.

Agenbroad L. D. New World Mammoth distribution // Quaternary extinction. A prehistoric revolution / Ed. by P. S. Martin, R. G. Klein. Tucson, Arisona, 1984. P. 90—108.

Agenbroad L. D. The distribution and chronology of Mammoth in the New World // Acta Zool. Fennica. 1985. Vol. 170. P. 221—224.

Agenbroad L. D., Mead J. I., Martin P. S. et al. A Late Pleistocene record of the habitat and diet of Mammathus from Beechen Cave, Utah // Abstr. Cordilleran Section, Geological Society of America. 1984. Vol. 16. N 5. P. 265.

Jennings J. D. Cowboy Cave // Univ. Utah Antropological Papers. 1980. Vol. 104. P. 224.

Ukraintseva V. V. Vegetation cover and environment of the «Mammoth Epoch» in Siberia / Ed. by L. D. Agenbroad, J. I. Mead, R. H. Hevly. The mammoth site of Hot Springs. South Dakota, 1993. 309 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Саикт-Петербург

Получено 4 X 1994

SUMMARY

Palaeobotanical data obtained during investigation of food remains in the digestive tract of the extinct herbivorous animals (mammoths, horses, bisons) found in different regions of Siberia in 1901—1979 are summarized.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.264.12 : 581.4

© О. Н. Болдина

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ УЛЬТРАСТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПИРЕНОИДОВ У *CHLAMYDOMONAS* (*CHLOROPHYTA*, *CHLAMYDOMONADALES*)

O. N. BOLDINA. THE MAIN TYPES OF ULTRASTRUCTURE OF THE PYRENOIDS IN *CHLAMYDOMONAS* (*CHLOROPHYTA*, *CHLAMYDOMONADALES*)

С целью поиска дополнительных таксономических признаков проведено сравнительное изучение ультраструктуры пиреноидов 22 видов рода *Chlamydomonas*. Выявлено большое разнообразие в строении пиреноидов у видов при отсутствии различий у разновидностей. На основании формы и особенностей компоновки тилакоидов предложена классификация пиреноидов.

В роде *Chlamydomonas*, объединяющем монадные формы, насчитывается около 500 видов (Ettl, 1983; Ettl, Schlösser, 1992). По современным представлениям, для всех видов характерно наличие 1 хлоропласта, содержащего пиреноид. Обычно у большинства видов *Chlamydomonas*, как и у всего отдела *Chlorophyta*, имеется 1 погруженный в хлоропласт пиреноид, реже — 2—3 и более (Dodge, 1973; Ettl, 1983).

Пиреноиды *Chlorophyta* на светооптическом уровне представляют собой сферические, линзообразные, многоугольные и кольцевидные плотные образования, окруженные крахмальной обкладкой (Zimmermann, 1923; по: Седова, 1966; Czurda, 1929; Ettl, 1976). На электронно-микроскопическом уровне дополнительно выявлена тилакоидная система пиреноидов.

Ультраструктура пиреноидов *Chlamydomonas* исследована сравнительно слабо. В настоящий момент имеются сведения об ультратонком строении клеток всего 16 видов (Gibbs, 1962; Ettl, 1965, 1966, 1976; Lembi, Lang, 1965; Goodenough, 1970; Громов и др., 1977; Soto et al., 1979; Cann, Pennick, 1982; Kugrens, Delivopoulos, 1986; Rosowski, Hoshaw, 1988; Visviki, Rachlin, 1994) с весьма разнообразной интерпретацией деталей строения пиреноида.

Не подлежит сомнению то, что пиреноиды *Chlamydomonas*, как и пиреноиды большинства *Chlorophyta*, представляют собой 3-компонентную систему, состоящую из крахмальной обкладки, стромы и рассекающих ее тилакоидов. Тилакоиды могут лежать одиночно или быть собранными в пачки (Gibbs, 1962; Cann, Pennick, 1982; Kugrens, Delivopoulos, 1986). Установлено, что при общем принципе организации пиреноидов *Chlamydomonas* в них имеются специфические видовые различия (Ettl, 1976).

Особенности строения крахмальной обкладки и морфологии стромы H. Ettl (1976, 1983) положил в основу классификации пиреноидов *Chlamydomonas* и других *Chlorophyta*. Согласно этой классификации, было выделено 9 типов строения пиреноидов, которые распадаются на 3 группы: 1) типы *a*—*c* объединяют компактные пиреноиды, строма которых лишена тилакоидов; 2) типы *d*—*e* включают в себя пиреноиды, строма которых разделена тилакоидами на две части; 3) типы *g*—*u* представляют собой пиреноиды, строма которых рассечена тилакоидами на несколько частей. В пределах каждой из этих групп отдельные типы отличаются друг от друга строением крахмальной обкладки в зависимости от степени ее фрагментации. К числу

видов с компактными пиреноидами первоначально были отнесены *Chlamydomonas noctigama* Korsch. (тип *a*) и *C. monadina* Stein (тип *c*). Однако при последующих исследованиях *C. monadina* в пиреноиде были обнаружены тилакоиды (Rosowski, Hoshaw, 1988). По мере расширения электронно-микроскопических исследований разработанная Ettl классификация будет и дальше уточняться.

Специфические видовые особенности строения были обнаружены и в пиреноидах других *Chlorophyta*, например у *Chlorococcum* (Константинова, 1986), *Monostroma* (Hori, 1973), *Ulothrix* (Lokhorst, Star, 1980), *Trebouxia* (Friedl, 1989), *Neochloris* (Watanabe, Floyd, 1989), *Chlorella* (Ikeda, Takeda, 1995) и др. В классификациях пиреноидов этих водорослей дополнительно учитывались такие признаки, как форма и число тилакоидов в пачках, рассекающих строму. Так, у *Chlorococcum*, обнаруживающего родственные связи с *Chlamydomonas* (Ettl, 1981), различаются 3 типа пиреноидов на основе характера крахмальной обкладки (сплошная или фрагментированная) и числа тилакоидов в пачках, разделяющих строму пиреноида (Константинова, 1986). При классификации пиреноидов родов *Monostroma* и *Ulothrix* выделено до 8 типов строения (Hori, 1973; Lokhorst, Star, 1980), при этом в качестве основных признаков рассматриваются морфология крахмальной обкладки, форма и характер расположения тилакоидов в строме пиреноида. Многие из этих типов представляют собой последовательный ряд переходных состояний и, на наш взгляд, могут быть объединены. У видов *Trebouxia*, согласно классификации пиреноидов, разработанной на основе формы и расположения пачек тилакоидов в строме, также выделено 8 типов строения (Friedl, 1989). У видов *Chlorella* обнаружено 5 типов пиреноидов, а у *Neochloris* — 4 типа в зависимости от строения крахмальной обкладки и характера расположения тилакоидов в их строме (Watanabe, Floyd, 1989; Ikeda, Takeda, 1995).

Приведенные классификации пиреноидов *Chlorophyta* ограничены рамками конкретных родов. Задача настоящего исследования сводится к разработке классификации пиреноидов водорослей из рода *Chlamydomonas* на основе углубленного изучения и сравнительного анализа ультраструктуры.

Материал и методика

Объектами исследования служили штаммы 22 видов *Chlamydomonas* из 8 наиболее многочисленных групп видов (см. таблицу), выделенных Ettl (1983). Штаммы получены из коллекций Геттингенского, Кембриджского и Санкт-Петербургского университетов. Их коллекционные шифры приведены в таблице по каталогам (George, 1976; Schlösser, 1982). Для изучения в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) использовали 5—7-дневные культуры, выращенные на стандартных средах (Schlösser, 1982). Материал заливали в агар и фиксировали 4%-м глутаральдегидом в жидкой культуральной среде по ранее описанной методике (Константинова, 1986). Для получения срезов использовали ультратом LKBIII. Срезы контрастировали цитратом свинца, а в случае необходимости еще и 2%-м водным раствором уранил-ацетата. Исследование и фотографирование объектов проводили в электронных микроскопах TESLA BS500 и Hitachi H600.

Выводы о строении пиреноидов для каждого из видов делались на основе многочисленных срезов каждого из объектов и, как правило, на материале двух и более повторных фиксаций.

Результаты и их обсуждение

У всех изученных нами видов, кроме *C. yellowstonensis*, в хлоропластах обнаружены типичные пиреноиды. Однако их число оказывается различным (см. таблицу). У большей части видов в хлоропласте имеется 1 пиреноид (табл. I, *1*), у *C. pseudo-*

Структурные особенности основных компонентов пиреноида *Chlamydomonas*

Виды	Шифр штамма и коллекции	Число пиреноидов	Степень фрагментации крахмальной обкладки	Строма	Особенности тилакоидов				Тип пиреноида и номер на рисунке
					форма	компоновка (в скобках — число в пачке)	характер изогнутости	направление, размещение в строме	
Группа *Euchlamydomonas*									
C. parallelistriata Korsch.	2.73 SAG	1	Слабая	Однородная	Трубчатая	Пачки (2—3), одиночные	Изогнутые	Беспорядочное	II, *9*
C. proboscigera Korsch. var. *conferta* Ettl	11.72 SAG	1	Сильная	Неоднородная	Уплощенная	Пачки (2)	Прямые	В одном направлении	I, *2*
C. pseudomacrostigma Peterfi	11.82 CCAP	1	»	Однородная	»	То же	Смешанные	В одном или в нескольких направлениях	I, *4*
C. debaryana Goroschankin var. *debaryana*	14.72 SAG	1	Слабая	»	Трубчатая	Пачки (2—3), одиночные	Изогнутые	Беспорядочное	II, *9*
C. debaryana var. *cristata* Ettl	15.72 SAG	1	»	»	»	То же	»	»	II, *9*
C. komma Skuja	26.72 SAG	1	»	»	»	»	»	»	II, *9*
C. gelatinosa Korsch.	69.72 SAG	1	»	»	»	»	»	»	II, *9*
Chlamydomonas sp.*	11-56A БиНИИ	1	»	»	»	»	»	»	II, *9*
	11-56B БиНИИ	1	»	»	»	»	»	»	II, *9*
Группа *Chlamydella*									
C. noctigama Korsch. var. *noctigama*	35.72 SAG	1—3	Сильная	»	Уплощенная	Пачки (3)	Смешанные	В нескольких направлениях	I, *1*
C. noctigama var. *ellipsoidea* Ettl	36.72 SAG	1—3	»	»	»	То же	»	То же	I, *1*
C. peterfii Gerloff	38.72 SAG	1	Слабая	»	Трубчатая	Пачки (2), одиночные	Изогнутые	Беспорядочное	II, *10*

Продолжение таблицы

Виды	Шифр штамма и коллекции	Число пиреноидов	Степень фрагментации крахмальной обкладки	Строма	Особенности тилакоидов				Тип пиреноида и номер на рисунке
					форма	компоновка (в скобках — число в пачке)	характер изогнутости	направление, размещение в строме	
C. elliptica Korsch. var. *britannica* Fritsch et John	64.72 SAG	1	Слабая	Однородная	Уплощенная	Пачки (2)	Прямые	В нескольких направлениях	I, *6*
C. elliptica var. *britannica* Fritsch et John	65.72 SAG	1	»	»	»	То же	»	То же	I, *6*
Группа *Sphaerella*									
C. yellowstonensis Kohl	29.83 SAG	Пиреноид не обнаружен							
Группа *Chologoniella*									
C. gloeophila Skuja var. *irregularis* Ettl	12-4 SAG	1	Нефрагментированная	Однородная	Трубчатая	Одиночные	Изогнутые	Беспорядочное	II, *11*
C. gloeophila var. *irregularis* Ettl	12-5 SAG	1	То же	»	»	»	»	»	II, *11*
C. asymmetrica Korsch.	11.41 SAG	1	Слабая	»	»	Пачки (2), одиночные	»	»	II, *10*
C. minutissima Korsch.	27.72 SAG	1	»	»	»	То же	»	»	II, *10*
	28.72 SAG	1	»	»	»	»	»	»	II, *10*
C. oblonga Pringsheim	37.72 SAG	1	»	»	»	»	»	»	II, *10*
Группа *Amphichloris*									
C. aculeata Korsch.	2.79 SAG	1	»	»	Уплощенная	Пачки (2)	»	»	I, *5*
C. pseudopertusa Ettl	42.72 SAG	2	Сильная	»	»	То же	Прямые	В нескольких направлениях	I, *3*

Группа *Pseudagloë*									
C. agloëformis Pascher	11-1 SAG	1	Слабая	Однородная	Трубчатая	Пачки (2—3), одиночные	Изогнутые	Беспорядочное	II, *9*
C. mutabilis Gerloff	34.72 SAG	1	Сильная	»	Уплощенная	Одиночные	Смешанные	В нескольких направлениях	I, *7*
Группа *Agloë*									
C. radiata Deason et Bold	42.72 SAG	1	Сильная	Однородная	Уплощенная	Одиночные	Смешанные	В нескольких направлениях	I, *7*
C. philotes Lewin	11-53 SAG	1	»	»	»	Пачки (2)	»	В одном или в нескольких направлениях	I, *4*
Группа *Pleiochloris*									
C. pyrenoidosa Deason et Bold	46.72 SAG	2—3 и более	Слабая	»	»	Одиночные	»	То же	I, *8*

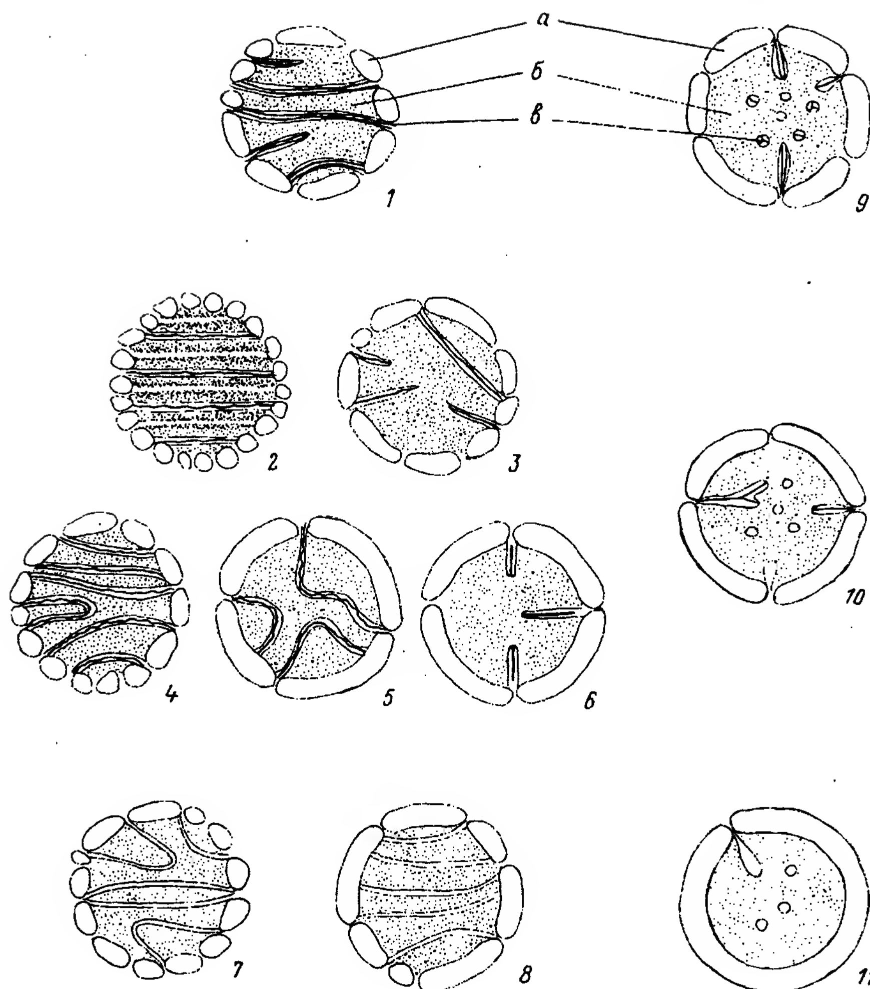
Примечание. Коллекции: SAG — Геттингенского университета, CCAP — Кембриджского университета, БиНИИ — Биологического института Санкт-Петербургского университета. * Данный штамм отнесен к группе *Euchlamydomonas* на основании наших светооптических наблюдений.

pertusa их образуется 2, у *C. noctigama* — 1, 2 или 3, а у *C. pyrenoidosa* — обычно 2—3 и более.

В хлоропласте *C. yellowstonensis* не было найдено ни пиреноида, ни каких-либо отдельных его компонентов. Лишь в крайне редких случаях расположение зерен крахмала в лопастях хлоропласта очень напоминало обкладку пиреноидов, однако такое их расположение вполне можно расценивать как случайное, в силу того что оно наблюдалось в зрелых вегетативных клетках, изобилующих крахмалом. Факт отсутствия пиреноида у этого вида ставит под сомнение его принадлежность к роду *Chlamydomonas*.

Детали строения пиреноидов у разных видов *Chlamydomonas* при сохранении общего принципа организации оказались крайне разнообразными (см. таблицу). Поэтому каждый из компонентов пиреноида заслуживает отдельного рассмотрения.

Крахмальная обкладка пиреноидов различается по степени расчлененности и может быть фрагментированной (табл. I, *1*, *3—7*; II, *1—8*) или сплошной (табл. I, *2*). В исследованном нами материале наиболее часто встречаются пиреноиды со слабо фрагментированной крахмальной обкладкой, состоящей из небольшого числа сравнительно крупных пластинок (табл. I, *1*, *3*, *4*, *6*, *7*; II, *1*, *5*), что наблюдалось и в более ранних исследованиях (Gibbs, 1962; Ettl, 1965, 1966, 1976; Goodenough, 1970; Громов и др., 1977; Soto et al., 1979). Сильно фрагментированная обкладка, образованная многочисленными мелкими компактно собранными пластинками, нередко имеющими вид зерен крахмала (табл. I, *5*; II, *2—4*, *7*, *8*), встречается реже и выявлена нами лишь у 6 видов (см. таблицу). Иногда зерна обкладки сильно разобщены и беспорядочно расположены вокруг стромы пире-



Типы строения пиреноидов у видов *Chlamydomonas*.

I тип — *1—8*: *1* — *C. noctigama* var. *noctigama*, *C. noctigama* var. *ellipsoidea*; *2* — *C. proboscigera* var. *conferta*; *3* — *C. pseudopertusa*; *4* — *C. pseudomacrostigma*, *C. philotes*; *5* — *C. aculeata*; *6* — *C. elliptica* var. *britannica*; *7* — *C. radiata*, *C. mutabilis*; *8* — *C. pyrenoidosa*. **II тип** — *9—11*: *9* — *C. debaryana* var. *debaryana*, *C. debaryana* var. *cristata*, *C. parallelistriata*, *C. gelatinosa*, *C. komma*, *C. agloëformis*, *Chlamydomonas* sp.; *10* — *C. minutissima*, *C. asymmetrica*, *C. oblonga*, *C. peterfii*; *11* — *C. gloeophila* var. *irregularis*. *а* — крахмальная обкладка, *б* — строма, *в* — тилакоиды.

ноида, как, например, у *C. proboscigera* var. *conferta* (табл. II, *4*). Подобного рода обкладка ранее была описана у *C. gerloffii* Ettl (Ettl, 1976). Сплошная (нефрагментированная, но перфорированная) обкладка обычно имеет одинаковую толщину в пределах пиреноида (табл. II, *2*) и очень небольшие отверстия для проходящих через нее тилакоидов (см. рисунок). Такая обкладка нами выявлена лишь у *C. gloeophila* var. *irregularis* и ранее у рода *Chlamydomonas* не была известна.

Толщина крахмальных пластинок подвержена сильным изменениям. Крахмальная обкладка может почти совсем исчезать, как это изредка наблюдалось у *C. pseudomacrostigma* (табл. II, *3*), или быть частично редуцированной. Явления подобного

рода описаны и у одного из видов *Carteria* (Nozaki et al., 1994). Тем не менее на всех уровнях сечения пиреноида морфология крахмальной обкладки константна.

Строма пиреноида обычно имеет более высокую электронную плотность по сравнению со стромой хлоропласта и у большинства изученных видов является относительно однородной. Лишь у *C. proboscigera* var. *conferta* (табл. II, *4*) в центре каждого участка, заключенного между параллельно расположенными пачками из 2 тилакоидов, плотность стромы снижается по сравнению с остальной ее частью за счет образования светлого бесструктурного пространства в виде узкой полосы. Возможно, эта особенность связана со специфическим строением тилакоидной системы, которое пока слабо поддается объяснению.

Тилакоидная система пиреноида и хлоропласта является единой. Однако при переходе в строму пиреноида, как правило, происходят редукция числа тилакоидов в пачках и их видоизменение. Пиреноиды могут содержать пачки из 3 (*C. noctigama*; табл. II, *7*, *8*) или из 2 тилакоидов (*C. aculeata*, *C. pseudopertusa* и др., табл. II, *1—4*), причем у *C. elliptica* var. *britannica* тилакоиды в пачке настолько плотно прилегают друг к другу, что смежные мембраны практически сливаются в одну, значительно более толстую (табл. II, *6*); одиночные тилакоиды характерны для *C. gloeophila* var. *irregularis*, *C. radiata* и др. (табл. I, *2*, *5—7*). Иногда процесс редукции продолжается и внутри пиреноида. Так, например, у *C. gelatinosa* число тилакоидов в пачке сокращается от 2—3 около обкладки до 1—2 в центре (табл. I, *4*), у *C. asymmetrica* — от 2 вблизи обкладки до 1 в центральной части пиреноида (табл. I, *3*).

При переходе в строму пиреноида может происходить видоизменение тилакоидов, связанное с увеличением внутритилакоидного пространства. В результате этого тилакоиды из уплощенных часто преобразуются в трубчатые (табл. I, *1—4*). Это явление было ранее описано у *C. reinhardtii* Dang. (Sager, Palade, 1957). В исследованном нами материале у половины видов обнаружены трубчатые тилакоиды (см. таблицу). Трубчатые тилакоиды могут быть одиночными или собранными в пачки по 2 или по 3. В поперечном сечении они имеют округлые профили (табл. I, *4*). Пиреноиды с уплощенными тилакоидами выявлены у другой половины видов; они имеют относительно слабое расширение внутритилакоидного пространства (табл. I, *5—7*; II, *1—8*).

Тилакоидная система пиреноида различается и по степени изогнутости тилакоидов. Пиреноиды у одних видов содержат прямые тилакоиды, у других — изогнутые, у третьих — и те, и другие одновременно (смешанный характер тилакоидной системы) (см. таблицу). Прямые тилакоиды чаще пересекают пиреноид в одном направлении (*C. proboscigera* var. *conferta*). В этом случае пачки тилакоидов лежат параллельно друг другу и на одинаковом расстоянии, вследствие этого тилакоидная система пиреноида имеет чрезвычайно упорядоченный вид и разделяет строму на правильные участки (табл. II, *4*). У *C. radiata* прямые одиночные тилакоиды могут располагаться таким образом, что появляется характерная радиальность (табл. I, *5*). Сильно изогнутые тилакоиды (*C. gelatinosa*) на срезах представлены очень короткими, беспорядочными фрагментами, определить по ним направление тилакоидов практически невозможно (табл. I, *4*). В пиреноидах *C. pyrenoidosa* и *C. pseudomacrostigma* (табл. I, *6*, *7*; II, *3*) наряду с прямыми тилакоидами встречаются и изогнутые, степень их упорядоченности явно уменьшается. У *C. noctigama* (табл. II, *7*, *8*) пачки тилакоидов располагаются в разных направлениях. Упорядоченность тилакоидной системы может зависеть как от степени морфологического оформления пиреноида на протяжении клеточного цикла, так и от места сечения пиреноида. При этом форма тилакоидов (трубчатая или уплощенная), а также число тилакоидов в пачках (особенно с уплощенными тилакоидами) являются одними из наиболее стабильных признаков. Они остаются константными иа всех стадиях клеточного цикла (в зооспорангиях, свободно плаваюших зооспорах, вегетативных клетках разного возраста). Следует отметить, что при наличии в клетке более 1 пиреноида в их строении существенных различий не обнаружено. Выявленные для видов тенденции сохраняются и на внутривидовом уровне, что подтвержда-

ется результатами сравнительного анализа разновидностей *C. noctigama* и *C. debaryana*.

Учитывая существование различий компонентов пиреноида (крахмальная обкладка, форма тилакоидов, их компоновка, степень изогнутости и т. д.), можно было бы ожидать большего разнообразия строения пиреноида как системы в целом.

Все разнообразие пиреноидов в зависимости от формы тилакоидов нами предлагается свести к 2 типам (см. рисунок): I — пиреноиды с уплощенными тилакоидами; II — с трубчатыми тилакоидами. В том и другом случае тилакоиды могут быть собранными в пачки или одиночными. Способность уплощенных тилакоидов преобразовываться в трубчатые свидетельствует о том, что они представляют собой единый морфологический ряд, начальным членом которого являются уплощенные тилакоиды. При переходе из хлоропласта в пиреноид обнаруживается общая тенденция к редукции числа тилакоидов в пачке, причем в пиреноидах с трубчатыми тилакоидами часто процесс редукции этим не ограничивается, а в большинстве случаев продолжается дальше внутри пиреноида, приводя в конце концов к появлению одиночных трубчатых тилакоидов. Таким образом, трубчатые тилакоиды — специализированные структуры вторичного происхождения. Внутри каждого типа выявлено разнообразие организации пиреноидов в зависимости от степени изогнутости тилакоидов и их расположения в строме. Кроме того, черты своеобразия пиреноидам обоих типов придает степень фрагментации крахмальной обкладки.

Таким образом, у изученных видов *Chlamydomonas* одинаково часто встречаются виды как с уплощенной тилакоидной системой пиреноидов, так и с трубчатой. По-видимому, это характерно и для рода в целом. Для каждого типа наиболее характерны тилакоиды, собранные в пачки. Пиреноиды с одиночными тилакоидами встречаются редко. Среди *Chlorophyta* подобная тенденция отмечена у *Trebouxia* (Friedl, 1989), *Neochloris* (Watanabe, Floyd, 1989), *Chlorella* (Ikeda, Takeda, 1995) в противоположность *Ulothrix* (Lokhorst, Star, 1980) и особенно *Carteria* (Nozaki et al., 1994), *Monostroma* (Hori, 1973) и *Chlorococcum* (Константинова, 1986). Причем для *Chlorococcum* в отличие от всех остальных изученных зеленых водорослей наиболее типичен (обнаружен у 17 видов из 21) пиреноид с одиночными трубчатыми тилакоидами и нефрагментированной крахмальной обкладкой, а у *Chlamydomonas* он был выявлен нами впервые для *C. gloeophila* var. *irregularis*.

При анализе распределения типов пиреноидов в пределах рода оказалось, что группы видов, в понимании Ettl, не вполне однородны, хотя во многих из них выявляется преобладающий тип. Так, виды из групп *Euchlamydomonas* и *Chlorogoniella* содержат пиреноиды II типа. Причем у 1-й группы пиреноиды содержат пачки из 3 тилакоидов, а у 2-й число тилакоидов в пиреноиде не превышает 1—2. В группах *Chlamydella* и *Amphichloris* виды, кроме *C. peterfii*, характеризуются пиреноидами I типа с тилакоидами, собранными в пачки; таким образом, не подтверждается факт отсутствия тилакоидов не только у *C. monadina*, но и у *C. noctigama*. Группы *Pseudagloë*, *Agloë* и *Pleiochloris* — неоднородны (сюда входят виды с пиреноидами как I, так и II типа), но только в них содержатся виды со специфическими пиреноидами, имеющими одиночные уплощенные тилакоиды. Примечательно, что подобные пиреноиды присущи и *Carteria* (Nozaki et al., 1994) — роду, филогенетически близкому к *Chlamydomonas*.

Итак, ультраструктурное исследование пиреноида позволило уточнить строение основных его компонентов; понять природу происхождения трубчатой тилакоидной системы; расширить морфологическую характеристику *Chlamydomonas*; выявить видовое своеобразие этой клеточной структуры; выделить основные типы пиреноидов и проследить их морфогенетические связи; проанализировать характер распределения типов пиреноидов и наметить филогенетические связи между группами видов внутри рода.

Автор благодарен U. G. Schlösser (куратору коллекции водорослей Геттингенско-

го университета) за предоставление штаммов хламидомонады и Т. В. Седовой за ценные замечания при обсуждении этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Громов Б. В., Мамкаева К. А., Титова Н. Н., Войнова Г. Н. *Chlamydomonas proteus* Pring. из кислых источников полуострова Камчатка // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 7. С. 1049—1053.

Константинова И. А. Ультраструктура некоторых видов рода *Chlorococcum* Menegh. // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 11. С. 1451—1456.

Седова Т. В. Пиреноид, его строение и функции // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 9. С. 1345—1356.

Cann J. P., Pennick N. C. The fine structure of *Chlamydomonas bullosa* Butcher // Arch. Protistenk. 1982. Bd 125. H 1/4. S. 241—248.

Czurda V. Morphologie und Physiologie des Algenstärkekornes // Beih. Bot. Centralbl. 1929. Bd 45. Abt. 1. H 2. S. 97—270.

Dodge J. D. The fine structure of algal cells. London, N. Y., 1973. 261 p.

Ettl H. Untersuchungen an Flagellaten // Österr. Bot. Z. 1965. Bd 112. H 5. S. 701—745.

Ettl H. Vergleichende Untersuchungen der Feinstruktur einiger *Chlamydomonas*-Arten // Österr. Bot. Z. 1966. Bd 113. H 5. S. 447—510.

Ettl H. Die Gattung *Chlamydomonas* Ehrenberg // Beih. Nova Hedwigia. 1976. Bd 49. S. 1—1122.

Ettl H. Die neue Klasse *Chlamydophyceae*, eine natürliche Gruppe der Grünalgen (*Chlorophyta*) // Pl. Syst. Evol. 1981. Vol. 137. N 1-2. P. 107—126.

Ettl H. Süßwasserflora von Mitteleuropa. *Chlorophyta.* 1. *Phytomonadina*. Jena, 1983. 807 S.

Ettl H., Schlösser U. G. Towards a revision of the genus *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*). 1. *Chlamydomonas applanata* Pringsheim. // Bot. Acta. 1992. Vol. 105. N 4. P. 323—330.

Friedl T. Comparative ultrastructure of pyrenoids in *Trebouxia* (*Microthamniales, Chlorophyta*) // Pl. Syst. Evol. 1989. Vol. 164. N 2. P. 145—159.

George E. A. Culture centre of algae and protozoa. List of strains 3ed. Cambridge, 1976. 120 p.

Gibbs S. P. The ultrastructure of the pyrenoids of green algae // J. Ultrastr. Res. 1962. Vol. 7. N 3-4. P. 262—272.

Goodenough U. W. Chloroplast division and pyrenoid formation in *Chlamydomonas reinhardtii* // J. Phycol. 1970. Vol. 6. N 1. P. 1—6.

Hori T. Comparative studies of pyrenoid ultrastructure in algae of the *Monostroma* complex // J. Phycol. 1973. Vol. 9. N 2. P. 190—199.

Ikeda T., Takeda H. Species-specific differences of pyrenoids in *Chlorella* (*Chlorophyta*) // J. Phycol. 1995. Vol. 31. N 9. P. 813—818.

Kugrens P., Delivopoulos S. G. A descriptive and ultrastructural study of the green algae *Chlamydomonas desmidii* sp. nov. (*Volvocales, Chlamydomonadaceae*) from Rocky Mountain National Park lakes // J. Phycol. 1986. Vol. 22. N 1. P. 71—78.

Lembi C. A., Lang N. G. Electron microscopy of *Carteria* and *Chlamydomonas* // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. N 3. P. 463—477.

Lokhorst G. M., Star W. Pyrenoid ultrastructure in *Ulothrix* (*Chlorophyceae*) // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29. N 1. P. 1—15.

Nozaki H., Aizawa K., Watanabe M. M. A taxonomic study of four species of *Carteria* (*Volvocales, Chlorophyta*) with cruciate anterior papillae based on cultured material // Phycologia. 1994. Vol. 33. N 4. P. 239—247.

Rosowski J. R., Hoshaw R. W. Advanced anizogamy in *Chlamydomonas monadina* (*Chlorophyceae*) with special reference to vacuolar activity during sexuality // Phycologia. 1988. Vol. 27. N 4. P. 494—504.

Sager R., Palade G. E. Structure and development of the chloroplast in *Chlamydomonas*. I. The normal green cell // J. Biophys. Biochem. Cytol. 1957. Vol. 3. N 3. P. 463—488. .

Schlösser U. G. Sämmlung von Algenkulturen Göttingen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1982. Bd 95. H 2. S. 181—276.

Soto C., Hutchison T. C., Hellebust J. A., Scheath R. G. The effect of crude oil on the morphology of the green flagellate *Chlamydomonas angulosa* // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. N 24. P. 2717—2728.

Visviki I., Rachlin J. M. Acute and chronic exposure of *Dunaliella salina* and *Chlamydomonas bullosa* to copper and cadmium. Effects on ultrastructure // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1994. Vol. 26. N 2. P. 154—162.

Watanabe S., Floyd G. L. Comparative ultrastructure of the zoospores of nine species of *Neochloris* (*Chlorophyta*) // Pl. Syst. Evol. 1989. Vol. 168. N 3. P. 195—219.

Zimmermann W. Neue einzellige Helgoländer Meeresalgen. Zugleich ein Beitrag zur Polaritätsfrage der Algen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1923. N 41.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 II 1994

SUMMARY

Using the transmission electron microscopy the comparative structure of the pyrenoids in 22 *Chlamydomonas* species of 8 groups was studied. The great diversity of the pyrenoid organization among the species was observed. It is connected with the differences in the ultrastructure of thylakoids and starch sheath. The starch sheath is either fragmented to a different degree or complete as was found in *C. gloeophila* var. *irregularis*. The thylakoids have different forms and number with the stacks, which are specific for the species and unaffected by the cell cycle. The fact of the thylakoid absence in the pyrenoids of *C. noctigama* var. *ellipsoidea* was not established.

Using the structure of the thylakoid system, two main pyrenoid types was identified, with flattened thylakoids (I) and with tubular thylakoids (II). In the second type the variation of the thylakoid number (from stacked to single ones) is observed, as it was shown earlier for *C. reinhardtii*. This process occurs both at the boundary between chloroplast and pyrenoid stoma, and inside the pyrenoid stoma and extends from its periphery to its center. The capacity of the flattened thylakoids to be transformed into the tubular structure indicates that the tubural thylakoids are in the same morphological row with the first. On the way from the chloroplast to the pyrenoid the universal tendency of thylakoid number reduction in the stacks is discovered. So the tubular thylakoids are specialized secondary structures.

The analysis of our data and *Chlamydomonas* taxonomy allows to recognise the following group combinations: 1) *Euchlamydomonas*, *Chlorogoniella*, with the prevalence of the II type pyrenoids; 2) *Chlamydella*, *Amphichloris*, with the prevalence of the I type pyrenoids; 3) *Pseudagloë*, *Agloë* and *Pleiochloris*, with the equal content of both types.

УДК 582.893(55+575.3+575.4+581)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 12

© М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ И НОМЕНКЛАТУРНЫЕ ЗАМЕТКИ О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ *FERULA* (*UMBELLIFERAE*) ИРАНА, ТУРКМЕНИИ, ТАДЖИКИСТАНА И АФГАНИСТАНА

M. G. PIMENOV, E. V. KLJUJKOV. TAXONOMIC AND NOMENCLATURAL NOTES ON SOME *FERULA* (*UMBELLIFERAE*) SPECIES OF IRAN, TURKMENISTAN, TADZHIKISTAN AND AFGHANISTAN

В результате критического анализа видов *Ferula gummosa*, *F. galbaniflua*, *F. badrakema*, *F. pachycaulos*, *F. botschanzevii*, *F. kandaharica* показано, что *F. badrakema* является синонимом *F. gummosa*, *F. pachycaulos* — синонимом *F. botschanzevii*, а *F. kandaharica* — синонимом *Zeravschania ferulaefolia*.

Специфической особенностью точной идентификации видов ферул является «несоразмерность» стандартных гербарных листов и величины растений многих крупных видов этого рода. В результате нередко в коллекциях, включая типовые, образцы представлены фрагментарно. В сочетании с узким эндемизмом многих видов Ирано-Туранской области это приводит к тому, что в описаниях видов отсутствуют многие существенные детали, легко наблюдаемые в природе, но ускользающие от внимания исследователей при изучении только гербарного материала. Поэтому нередко невозможно уверенно идентифицировать или, напротив, подтвердить обо-

собленность некоторых близких видов, описанных из смежных районов как самостоятельные таксоны видового ранга. Такая проблема до сих пор существует в разных таксонах при изучении видов, описанных независимо с разных сторон южной границы бывшего СССР, обычно рассекающей относительно однородную в ботанико-географическом отношении Ирано-Туранскую флористическую область.

Ниже приводятся результаты критического анализа некоторых видов рода *Ferula* L., распространенных в сопредельных районах Туркмении и Таджикистана, с одной стороны, Ирана и Афганистана — с другой. Анализ основан на изучении типовых образцов, хранящихся в P, LE и E, а также на наблюдениях в природе — в Бадхызе и Копетдаге.

Ferula gummosa, F. galbaniflua и *F. badrakema*

Рассматриваемые в этом разделе виды интересны не только в научном, но и в практическом отношении, так как они содержат гумми-смолы, применяемые с древних времен в медицине местных народов. *F. gummosa* рассматривается как основной источник смолы «гальбанум» или «гальбана» (Коровин, 1959; Пименов, Скляр, 1988), а близкий вид *F. badrakema* — смолы, сходной с «гуммигальбаной» (Шалыт, 1951). Номенклатура многих ирано-туранских видов ферул и дорем — источников гумми-смол — оказалась запутанной (см., например, Chamberlain, 1977; Пименов, 1979) из-за смешения названий смол, под одним и тем же именем получаемых в различных местностях от разных видов, и названий самих видов, иногда производных от наименований смол, ими выделяемых. Казалось бы, это не касается видов *F. gummosa* Boiss., *F. galbaniflua* Boiss. et Buhse и *F. badrakema* Koso-Pol., описанных крупными систематиками по сборам известных коллекторов. Однако изучение и сопоставление типовых материалов приводят к иным выводам.

Несколько упрощая, ситуацию можно свести к тому, что имеется 2 близких, но явно различающихся вида и 3 законных названия для их наименования (в порядке публикации): *F. gummosa* Boiss. 1856, *F. galbaniflua* Boiss. et Buhse, 1860; *F. badrakema* Koso-Pol. 1921.

В настоящее время (Пименов, 1983; Chamberlain, Rechinger, 1987), вслед за обработкой Е. П. Коровина во «Флоре СССР» (Коровин, 1951), *F. galbaniflua* рассматривается как поздний синоним *F. gummosa*, и оба имени относятся к более западному виду, а *F. badrakema* принимается как название замещающего вида с более восточным ареалом. Однако в трактовке диагностических признаков и границ ареалов есть расхождения. D. F. Chamberlain и K. H. Rechinger (1987) различают *F. gummosa* и *F. badrakema* следующим образом.

F. gummosa: vaginae foliorum superiorum coriaceae, valde inflatae.

F. badrakema: vaginae foliorum superiorum herbaceae, vix inflatae.

При этом они рассматривают *F. gummosa* как эндемичный иранский вид, а все известные им сборы из Копетдага относят к *F. badrakema*. Наша трактовка (Пименов, 1983) отличается тем, что копетдагский горный вид рассматривается как *F. gummosa*, а бадхызский низкогорный — как *F. badrakema*, что по существу соответствует подходу Е. П. Коровина (1947, 1951). При этом самым ярким диагностическим признаком считается наличие у *F. badrakema*, в отличие от *F. gummosa* и всех других известных нам видов ферул, полого стебля, вздутого в средней части. Этот признак также отмечают в описании (но не в ключе!) Chamberlain и Rechinger (1987). При гербаризации *F. badrakema* стебель обычно сплющивается, тогда как у *F. gummosa* — никогда.

И вот, изучая типовой образец *F. gummosa* (Aucher-Eloy, 3658, iso — P!), мы обнаруживаем, что растение имеет толстый и несомненно полый внутри стебель, деформировавшийся при сушке.

Типовой образец *F. galbaniflua* Boiss. et Buhse из гор Демавенд близ Тегерана (Buhse, 1137; holo.— LE!: 6 листов), а также цитированный E. Boissier (1872) сбор A. Bunge из Ssebsawar (inter Mesched et Herat. P! LE!) имеют плотный стебель. Все

упомянутые сборы не имеют кожистых вздутых влагалищ верхних листьев. Видимо, этот признак взят Chamberlain и Rechinger по экземпляру J. et A. Bornmuller, 7171 (хр. Эльбурс, окр. Тегерана), который они цитируют под названием *F. gummosa*. Этот сбор был нами просмотрен (LE!, P!) и несомненно относится к какому-то иному виду, причем из секции *Peucedanoides* Boiss. Собранное теми же коллекторами 18 VII 1902 растение под № 7173 (LE!) принадлежит к *F. galbaniflua*.

Отсюда следует сделать вывод: *F. gummosa* и *F. galbaniflua* — это 2 разных, хотя и близких вида. Оба описаны E. Boissier, который во «Flora Orientalis» различал их на уровне разновидностей: *F. galbaniflua* (var. *galbaniflua*) и var. (β) *aucheri* Boiss. (= *F. gummosa* Boiss.). 2 вида, кроме указанных выше различий стебля, отличаются размером плодов: у *F. gummosa* они значительно крупнее, чем у *F. galbaniflua*.

От Эльбурса до Копетдага (западного и центрального) распространен вид *F. galbaniflua*, а восточнее — *F. gummosa*; *F. badrakema* оказывается поздним синонимом последнего.

F. galbaniflua Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 12 : 99; О. и Б. Федч. 1909, Консп. Фл. Турк. 3 : 102; Коровин, 1947, Gen. Ferula monogr. ill.: 37, tab. 14, fig. 1. — *Peucedanum galbanifluum* (Boiss. et Buhse) Baill. 1880, Hist. Pl. 7 : 185. — *Ferula gummosa* auct. non Boiss.: Коровин, 1950, Фл. Туркм. 5 : 242; он же, 1951, Фл. СССР, 17 : 90; Пименов, 1983, Опред. раст. Средн. Аз. 7 : 292; Chamberlain et Rech. f. 1987. Fl. Iran. 162 : 410, tab. 355.

Тип: [Iran] «Prope Kuschak et Churchura, 1250—2500 m. 06.1848. F. Buhse, 1137» (holo — LE!).

Распространение. Туркменистан, Иран.

F. gummosa Boiss. 1856, Diagn. Pl. Orient. Nov., sér. 3, 2 : 92. — *F. badra-kema* Koso-Pol. 1921, Бот. мат. (Ленинград) 2, 1 : 62; Коровин, 1947, Gen. Ferula monogr. ill.: 37, tab. 13, fig. 2; он же, 1950, Фл. Туркм. 5 : 241; он же, 1951, Фл. СССР, 17 : 90; Пименов, 1983, Опред. раст. Средн. Аз. 7 : 292; Chamberlain et Rech. f. 1987, Fl. Iran. 162 : 411, tab. 356—358, p. p. (тип: Turkmenistan «Kuschka, in arenosis. 6 IV 1905. N. Androssov» (holo — LE!)). — *F. afghanistanica* Hiroe, 1958, Umbell. Asia, 1 : 185 (тип: [Afghanistan] «Mak. El. 8500′. 3 X 1939. W. Koelz, 1407» (holo — UC)).

Тип: [Iran] «In Persia P. M. R. Aucher-Eloy, 3658» (holo — K; iso — P!).

Распространение. Туркменистан, Афганистан, Иран.

Ferula pachycaulos и *F. botschantzevii*

F. pachycaulos — один из новых видов *Ferula*, описанных во «Flora Iranica» (Rechinger, 1987). Его тип происходит из северной афганской провинции Катаган; типовое местонахождение (inter Haibak et Pul-i Khumri) находится в долине Аму-Дарьи недалеко от границ Таджикистана. В первоописании указана близость нового вида к *F. latisecta* Rech. f. et Aellen и *F. botschantzevii* Korovin. Если вид *F. latisecta* (= *F. undulata* Pimenov et Baranova) распространен в горах Копетдага довольно далеко от locus classicus *F. pachycaulos*, то узкий ареал *F. botschantzevii* (горы Койки-тау, хребты Ходжа-Казиан, Туюн-тау) находится в непосредственной близости от Пуль-и Хумри — тоже в долине Аму-Дарьи, но не на левом, а на правом ее берегу. Поскольку в протологе не были указаны различия *F. pachycaulos* и *F. botschantzevii*, мы решили выяснить, чем эти 2 близких вида различаются. При прямом сравнении изотипа *F. pachycaulos* (inter Haibak et Pul-i Khumri, K. H. Rechinger, 16490; E!) и наших сборов *F. botschantzevii* из классического местонахождения (Койки-тау, 28 V 1975, Е. В. Клюйков, Ю. В. Баранова, 626 (MW) и 13 V 1979. М. Г. Пименов и др., 679 (MW)) выяснилось, что никаких различий между этими видами, в том числе по строению плодов, нет, следовательно, *F. pachycaulos* должен рассматриваться как синоним *F. botschantzevii*.

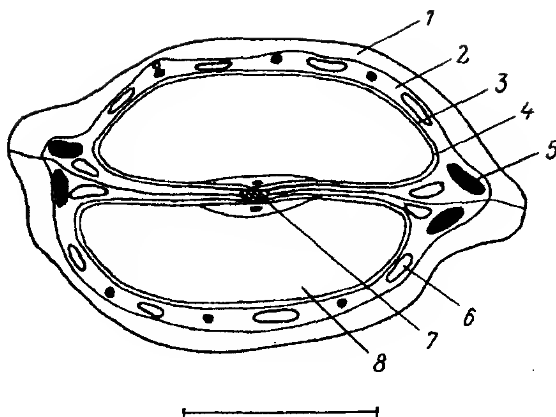


Схема поперечного среза плода *Ferula kandaharica*.

1 — экзокарпий, *2* — мезокарпий, *3* — эндокарпий, *4* — семенная кожура, *5* — проводящий пучок, *6* — секреторный каналец, *7* — склеренхима, *8* — эндосперм. Масштабная линейка — 1 мм.

F. botschantzevii Korovin, 1964, Нов. сист. высш. раст. 1 : 246; Пименов, 1983, Опред. раст. Средн. Аз. 7 : 300; Коровин и др. 1984, Фл. Тадж. 7 : 168, tab. 30. — *F. pachycaulos* Rech. f. 1987, Fl. Iran. 162 : 398, tab. 326, 327 (тип: «Afghanistan, NE, Kataghan: In jugo Paigah Kotal (Robotak, Mirza Atbili) inter Haibak et Pul-i Khumri, 1350 m., in declivibus argillosis. 10 VI 1962. K. H. Rechinger, 16490» (W, iso — E!)).

Тип: «Средняя Азия, Южный Таджикистан, горы Койки-тау, к западу от с. Хошады. 19 V 1960. В. П. Бочанцев, Т. В. Егорова, 144» (LE!).

Распространение. Таджикистан, Афганистан.

Ferula kandaharica

Это еще один новый вид *Ferula*, описанный во «Flora Iranica» (Rechinger, 1987). Он описан в дополнении к основной обработке рода и отсутствует в ключе для определения. В протологе сравнивается с *F. racemoso-umbellata* (Gilli) Rech. f. — видом, ранее относившимся к роду *Johrenia* DC. *F. kandaharica* пока известен только из типового местонахождения. В описании обращает на себя внимание наличие «bracteolae ±2 mm longae, lanceolato-subulatae, membranaceae» (с. 424), что обычно видам *Ferula* не свойственно.

Мы изучили изотип *F. kandaharica* (H. Freitag, 811; E!), имеющий почти зрелые плоды. На поперечном срезе мерикарпиев (см. рисунок) обращает на себя внимание полное отсутствие характерных для видов *Ferula* особенностей гистологической структуры перикарпия: склерифицированного слоя клеток («гипэндокарпия»), расширенных краевых ребер с несколькими проводящими пучками. Кроме того, экзокарпий у *F. kandaharica* многослойный. Эти особенности, как и наличие не отмеченных в протологе и не свойственных ферулам мелких листочков обертки, а также перепончатых листочков оберточки, позволяют исключить рассматриваемый вид из рода *Ferula*. Мы отнесли экземпляр «Freitag, 811» к виду *Zeravschania ferulaefolia* (Gilli) Pimenov (= *Peucedanum ferulaefolium* Gilli), который также распространен в Афганистане. Благодаря данному местонахождению ареал этого вида в Афганистане расширяется, поскольку для юго-востока страны вид не был ранее указан (Pimenov, 1987), и в то же время афганская часть ареала связывается с местонахождениями в соседнем Пакистане.

Zeravschania ferulaefolia (Gilli) Pimenov, 1987, in Fl. Iran. 162 : 460, tab. 418, 419. — *Peucedanum ferulaefolium* Gilli, 1959, Feddes Repert. 61 : 204. — *Ferula kandaharica* Rech. f. 1987, in Fl. Iran. 162 : 424, tab. 383 (тип: «SE-Afghanistan,

Kandahar, in monte 15 km SW Kandahar, 1100 m. 22 V 1967. H. Freitag, 811» (W, iso — E!)).

Тип: «O-Afghanistan: bei Kabul, nach N exponierte Schlucht am Nordhang eines Berges am rechten Kabulusur in den Tangi Gharu waweit des Wasserfelles Maipar. 1670 m. 22 VI 1951. A. Gilli, 2037» (W!).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коровин Е. П. Иллюстрированная монография рода *Ferula* (Tourn.) L. Ташкент, 1947. 91 с.

Коровин Е. П. Ферула — *Ferula* L. // Флора СССР. М.—Л., 1951. Т. 17. С. 62—142.

Коровин Е. П. Ferula L. — Ферула // Флора Узбекистана. Ташкент, 1959. Т. 4. С. 399—438.

Пименов М. Г. Обзор видов секции *Euryangium* (Kauffm.) M. Pimen. рода *Ferula* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 106—111.

Пименов М. Г. Umbelliferae — Зонтичные // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 167—322.

Пименов М. Г., Скляр Ю. Е. Apiaceae Lindl. (*Umbelliferae* Juss.) — Зонтичные // Растительные ресурсы СССР. *Rutaceae—Elaeagnaceae*. Л., 1988. С. 68—177.

Шалыт М. С. Дикорастущие полезные растения Туркменской ССР. М., 1951. 222 с.

Boissier E. Ferula L. // Flora orientalis. Genevae; Basileae, 1872. T. 2. P. 982—996.

Chamberlain D. F. The identity of *Ferula assa-foetida* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1977. Vol. 35. N 2. P. 229—233.

Chamberlain D. F., Rechinger K. H. Ferula L. // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1987. N 162. P. 387—426.

Pimenov M. G. Zeravschania Korov. // Там же. 1987. P. 457—461.

Rechinger K. H. Ferula pachycaulos Rech. f., *F. kandaharica* Rech. f. // Там же. 1987. P. 398, 424—425.

Московскнй государственный
уннверситет нм. М. В. Ломоносова

Получено 26 III 1996

SUMMARY

The results of the critical analysis of the species *Ferula gummosa* Boiss., *F. galbaniflua* Boiss. et Buhse, *F. badrakema* Koso-Pol., *F. pachycaulos* Rech. f., *F. botschantzevii* Korovin, *F. kandaharica* Rech. f. are given.

УДК 58(084.11) Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 12

© А. К. Сытин

ИКОНОГРАФИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ Ф. А. МАРШАЛЛА ФОН БИБЕРШТЕЙНА В САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОМ ФИЛИАЛЕ АРХИВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

A. K. SYTIN. F. A. MARSCHALL VON BIEBERSTEIN'S ICONOGRAPHIC MATERIALS IN ST. PETERSBURG BRANCH OF THE ARCHIVES OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

В фонде выдающегося русского натуралнста Ф. А. Маршалла фон Бнберштейна (F. A. Marschall von Bieberstein, 1768—1826), хранящемся в Санкт-Петербургском фнлнале архнва РАН, нмеются подготовнтельные матерналы к редкому н нсключнтельно ценному нллюстрнрованному сочнненню «Centuria plantarum rariorum Rossiae meridionalis ... » (Pars 1. Charkov, 1810; Pars 2, 3. Petropoli, 1832, 1843). Прнведен спнсок, включаюшнй в себя 102 внда растеннй с опнсаннем матерналов разлнчной степенн готовностн, в том чнсле н 22 гербарных образца, послужнвшнх моделью для создання изображеннй, которые наряду с рнсункамн н орнгинальнымн заметкамн М. Б. составляют важный элемент протолога видов, нз которых 73 былн опнсаны самнм М. Б.

Барон Фридрих Август (Федор Кондратьевич) Маршалл фон Биберштейн — один из лучших знатоков растений, автор классической «Flora taurico-caucasica»; смелый путешественник, объехавший пограничные рубежи Российской Империи, бывшие в ту пору театром военных действий; крупный администратор, содействовавший развитию шелководства в южных губерниях, является одной из значительных фигур отечественной истории рубежа XVIII и XIX вв., однако биографические сведения о нем немногочисленны (Липшиц, 1947 : 188—190).

Маршалл фон Биберштейн (далее М. Б.) родился 30 июля 1768 г. в столице Вюртемберга Штутгарте. В этом городе он закончил привилегированную Каролинскую Академию, или Карлсшуле, где одновременно с ним учился Жорж Кювье, будущий великий палеонтолог. Оба были увлечены естествознанием и в каникулярное время совершили совместную экскурсию в известняковые горы — «Вюртембергские Альпы» (Канаев, 1976 : 16). В 1792 г. М. Б. поступил на военную службу в Россию, став секретарем генерала М. Ф. Каховского, командовавшего русской армией в войне с Польшей. Он был произведен в обер-аудиторы, а в 1793 г. стал флигель-адъютантом (Русский биографический словарь, 1995 : 13). 1793—1794 гг. М. Б. проводил в Крыму, где Каховский начальствовал над войсками, «и, занимаясь там по страсти своей исследованием растений, он познакомился с славным Палласом; с его одобрения был отправлен с графом Зубовым в 1796 г. в Персию» (Некрология, 1826 : 349). В качестве естествоиспытателя Персидской экспедиции графа В. А. Зубова М. Б. исследовал прикаспийскую часть Восточного Кавказа между устьями Терека и Куры (Петров, 1940). Эти наблюдения были опубликованы в сочинении «Tableau des provinces situées sur la côte occidentale de la mer Caspienne entre les fleuves Terek et Kour» (St.-Petersb., 1798, 120 p.). Уже после смерти Екатерины II М. Б. получил место инспектора шелководства Кавказской линии и повел дела так успешно, что император Павел I назначил его главным инспектором шелководства Южной России. Во время своих ежегодных служебных поездок М. Б. хорошо изучил природу юга России от Нижней Волги до Днестра.

В апреле 1800 г. вместе с молодым Христианом Стевеном М. Б. отправился в путешествие на Северный Кавказ через Сарепту, Астрахань и Кизляр (Стевен, 1981 : 10). Стевен до самой смерти М. Б. оставался его преданным сотрудником и корреспондентом (Вульф, 1917; Станков, 1940). Поселившись в 1807 г. в Крыму, где доживал последние годы прославленный академик П. С. Паллас, Стевен наследовал от него дух естествознания XVIII в. с его культурой наблюдения над растениями в садах и обменом гербарными образцами и семенами, бытовавшим среди натуралистов. Связь между М. Б., Палласом и Стевеном, судя по их письмам, была чрезвычайно живой и теплой. Она безмерно обогатила русскую ботанику, так как речь шла прежде всего о растениях — обсуждались новинки флоры, совершался обмен книгами и коллекциями.

«В 1804 году Биберштейн предпринял путешествие в Германию и Францию для приобретения сведений и знакомств с лучшими ботаниками Европы. В сие время он часто посещал знаменитого Кювье, соученика своего, но что самое важное, имел случай видеть находящиеся в Парижском музее собрания Восточных, Кавказских и Крымских растений Турнефорта и Вальяна. Таким образом, имея все средства для полного и точного узнания сей части, он издал весьма важное сочинение, составившее его славу и соделавшееся классическим в библиотеках ботаников — это „Крымско-Кавказская флора"» (Некрология, 1826 : 351). Во «Flora taurico-caucasica» (Charkoviae, T. 1—2. 1808; T. 3. 1819) приведены 2322 вида, 302 из которых были описаны впервые М. Б.

Сочувствуя тем мерам, которые предпринимались правительством в начале царствования Александра I для развития народного образования, вслед за Палласом, основавшим в Судакской долине школу виноделия и виноградарства, М. Б. также открыл в 1807 г. училище виноделия близ г. Кизляра. Его труды, имевшие целью совершенствование сельского хозяйства южных областей России, были щедро вознаграждены императором, пожаловавшим М. Б. в действительные статские советники

и подарившим ему 5000 десятин земли в Харьковской губернии. Здесь М. Б. всецело посвятил себя ботанике, обрабатывая материалы, собранные им во время многочисленных экспедиций по Крыму, Кавказу и нижнему Поволжью, и поддерживая связь с молодым Харьковским университетом, почетным членом которого он был избран. О встречах с М. Б. упоминает профессор Т. Х. Роммель (Th.-Ch. Rommel), историк и филолог, преподававший в Харьковском университете в 1810—1815 гг.: «По соседству с городом жили двое дворян — Каразин и Биберштейн, знакомство с которыми принадлежит к прекраснейшим воспоминаниям моей жизни ... Генерал Маршалл Биберштейн известен как издатель кавказской флоры и автор путешествия по землям, лежащим между Тереком и Курою. Он жил недалеко от Харькова, в селе Мерефе, где я нередко проводил время и расширял свои сведения о Кавказе. Биберштейн первый ввел акацию в украинскую местность и управлял шелковичными плантациями Южной России. Находясь в сношениях со многими московскими вельможами, он получал сведения о политических делах; в его доме узнал я кое-что о политическом положении Европы до нашествия Наполеона на Россию, и после того услышал также о патриотической решимости русских завлечь неприятеля во внутренность страны отступлением à la manière de scythes и пожертвовать даже престольною Москвою» (Роммель, 1868 : 78).

Умер М. Б. в своем имении близ Мерефы 16 июня 1826 г.

«После него осталось превосходное собрание отечественных растений, которое, как мы слышали, оценено Стевеном более нежели в 15 тысяч рублей. Желательно, чтобы сей классический и единственный в своем роде гербарий был приобретен для России» (Некрология, 1826 : 351). В настоящее время гербарий Маршалла Биберштейна хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE) (Смолянинова, 1965), в гербарии Московского Университета (MW) (Караваев и др., 1977), а также в Эстонии, в Тарту (TU). Многие из его образцов являются автентиками видов, описанных не только самим М. Б., но и П. С. Палласом, Х. Стевеном, М. Адамсом.

В 1994 г. голландская фирма Inter Documentation Company осуществила пересъемку на микрофиши всех 5000 гербарных образцов, хранящихся в БИН РАН.

Мы публикуем силуэт Ф. А. Маршалла фон Биберштейна из собрания портретов Санкт-Петербургского филиала архива РАН (ПФА РАН) (Ф. р. X, № 1—М, ед. хр. 69). Профиль ученого вырезан из черной бумаги размером 17.5 × 11.5 см и наклеен на лист с гравированным изображением архитектурного пейзажа, служащего обрамлением (рис. 1). На обороте портрета имеется надпись, удостоверяющая личность изображенного и штамп бывшего владельца — «Bibl. de N. N. Biroukoff».

Персональный фонд Ф. А. Маршалла фон Биберштейна (Ф. 65), хранящийся в ПФА РАН, достаточно велик и малоизучен. В нем хранятся путевые дневники его экспедиций по Южной России, Крыму и Кавказу, материалы и черновики к «Flora taurico-caucasica» (рис. 2), а также иконографические материалы к атласу изображений растений «Centuria plantarum rariorum Rossiae meridionalis praesertim Tauriae et Caucasi iconibus descriptionibusque illustrata» (Pars 1. Charkov, 1810, 50 fol. tab. col. 1—50;[1] Pars 2. Petropoli, 1832, 20 fol. tab. col. 51—70; Pars 3. Petropoli, 1843, 10 fol. tab. col. 71—80).

Это превосходно иллюстрированное издание содержит 80 таблиц (in folio) гравированных и раскрашенных от руки изображений растений. Бóльшая часть рисунков выполнялась Яковом (Якобом) Николаевичем Маттесом (Jacob Matthes, ?—1832 ?), блестящим рисовальщиком, который до 1815 г. преподавал рисунок и обучал гравированию в Харьковском университете, а после был живописцем Санкт-Петербургского ботанического сада. Ему было поручено в 1831 г. академиком Триниусом

[1] Обращаем внимание на ошибку, допущенную в авторитетнейшей сводке F. A. Stafleu и R. S. Cowan (1981 : 306) «Part 1.: 1810, **p. pl. 1—60.**» (выделено мною. — *А. С.*). На самом же деле 1-я часть «Centuria», опубликованная в 1810 г. в г. Харькове, содержала не 60 (шестьдесят), а только **50 (пятьдесят)** таблиц. 50 таблиц, переплетенных в роскошный том, хранились прежде в Эрмитажном собрании, а ныне в Российской национальной библиотеке (Санкт-Петербург). Бумага с водяным знаком: «Edmeads Pine 1802» использовалась только в харьковском издании.



Рис. 1. Силуэт Ф. А. Маршалла фон Биберштейна из собрания портретов Санкт-Петербургского филиала архива РАН (ПФА РАН) (Ф. р. X. № 1—М, Ед. хр. 69). Черн. бум., гравированное изображение архитектурного пейзажа.

гравирование досок и раскраска фигур для второй части «Centuria». Эта работа была прервана смертью художника в 1832 (?) г. Он успел закончить только 10 медных досок (tab. 51—60) (ПФА РАН. Ф. 65. Оп. 1. Д. 20. Л. 20, 25). Судьба этого издания несчастлива. Значительное число экземпляров напечатанного в Харькове тиража погибло в пожаре. В настоящее время полное собрание «Centuria» представляет большую библиографическую редкость. Но редкой эта книга была еще при жизни ее автора. Так, Альфонс де Кандоль в письме к X. Стевену от 7 сентября 1817 г.

XXV

a. Marschall-Biebersteins Manuscript zur Flora Taurico-caucasica

Рис. 2. Автограф Ф. Маршалла Биберштейна.
Обложка рукописи «Flora Taurico-Caucasica». (ПФА РАН. Ф. 65. Оп. 1. Д. 12. Л. 1).

жалуется, что не может достать 2-й том «Flora taurico-caucasica» М. Б. и его же «Centuria» (Липшиц, 1938 : 260).

Изученное архивное дело (Ф. 65. Оп. 1. Д. 20) включает в себя подготовительные материалы к петербургскому изданию 2-й и 3-й частей «Centuria». Это оригинальные изображения растений, послужившие основой для нанесения контура на медные доски-матрицы, с которых затем получались гравированные оттиски. Большинство рисунков выполнены черной тушью на листах большого формата (58 × 35 см). Чаще изображение раскрашивалось целиком, иногда — лишь наиболее значимые части растения, некоторые листы остались неокрашенными (рис. 3, 4). Раскраска осуществлялась смешанной техникой — кроме акварели применялись гуашь, белила, возможно и другие материалы.

Атрибуция иконографических материалов требует уточнения. Так, рисунки, не имеющие подписи, сделаны уверенной рукой, по-видимому, самого Якоба Маттеса. Имеются также менее совершенные рисунки. Они сделаны на листах темной бумаги сероватого или коричневого оттенка, размером приблизительно 40 × 26 см. Изображенные на них растения нарисованы гуашью. Эти рисунки имеют подписи: «A. Sudakow» и «C. Crussow». С. Ю. Липшиц (1938 : 260) сообщает, что к работе были привлечены крепостные живописцы ботаника-любителя А. К. Бошняка. Может быть, это и были художники А. Судаков и К. Крусов?

Многие листы содержат надписи, сделанные рукой самого Биберштейна. Это указания для художника с уточнениями окраски деталей изображения. Имеются также небольшие листы синеватой бумаги, исписанной с двух сторон: на лицевой стороне описание растения на французском языке, а на обороте (об.) — на немецком. Кроме того, сохранились 22 гербарных образца растений, послуживших моделями для рисунков. Почти все они снабжены ярлыком с названием вида, лишь на этикетке *Puschkinia scilloides* Adams обозначен географический регион — «Iberia orientalis».

Хранящиеся в Архиве рисунки и гербарий малодоступны. Между тем они составляют ценнейший элемент протолога, необходимый для типификации видов Маршалла Биберштейна. Цель нашей публикации — обратить внимание ботаников на эту интересную коллекцию.

Далее приводится список изображений растений. Названия видов даны в понимании М. Б. и расположены в алфавитном порядке. В том случае, когда название представляет собой «nomen nudum» или его употребление признано неосновательным, оно заключается в кавычки. Современные названия заключены в круглые



Рис. 3. Рисунок *Astragalus striatellus* Pall. ex M. Bieb. (=*A. guttatus* Banks et Sol.). (ПФА РАН. Ф. 65. Оп. 1. Д. 20. Л. 194), тушь.

скобки. Для каждого вида приводятся: номер таблицы в «Centuria» с сокращенным указанием издания («Cent.»); если же вид впервые описан в «Centuria», то название источника цитируется, как принято — «Cent. Pl. Rar. Ross. Merid.»; номер листа архивного дела «Л.»; его содержание, а для листа с рисунками — размеры, см; некоторые сведения о технике изображения; надписи на листе (даны в кавычках). Звездочками отмечены рисунки, идентичные гравированному изображению (одной — раскрашенные полностью, двумя — нераскрашенные, тремя — с раскрашенными деталями изображения). Без указания на лист архивного дела приведены виды, чьи изображения опубликованы в «Centuria», но материалы к ним отсутствуют в изученном фонде.

«*Achillea corrugata*».

Л. 75; 40.5 × 27; эскиз, гуашь.
Л. 76; засушенное растение.
Примечание. Nomen provisorium. Растение относится к виду из секции *Micranthae* Klok. et Krytzka.

Aconitum ochroleucum Willd. 1799, Sp. Pl. 2, 2 : 1233. — Cent.: **tab. 12.** (= *A. orientale* Mill.).

Л. 182; 57.5 × 32; тушь.**

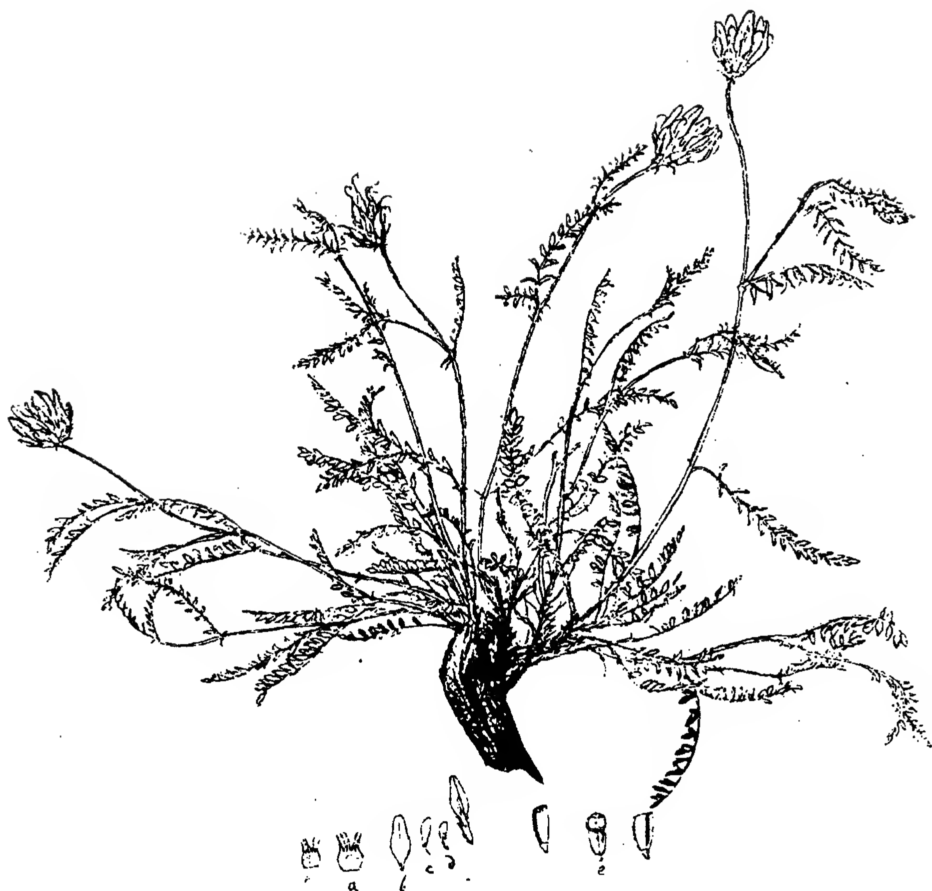


Рис. 4. Рисунок «Astragalus aduncus» (=*A. cancellatus* Bunge). (ПФА РАН. Ф. 65. Оп. 1. Д. 20. Л. 105), тушь, акв.

Alliaria brachycarpa Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 445.

Л. 69; этикетка.
Л. 70; отпрепарированные части цветка, наклеенные на слюдяную пластинку.
Л. 170; рисунок частей цветка; каранд.; «Analisis Alliaria brachycarpa».

Allium saxatile Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 264. — Cent.: **tab. 29**.

Anabasis florida Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 190. — Cent.: **tab. 17**. (= *Seidlitzia florida* (Bieb.) Bunge).

Л. 191; 58 × 35.3; тушь.**

Androsace albana Stev. 1812, Mem. Soc. Nat. Mosc. 3 : 255.

Л. 172; 30 × 24.2; эскиз, каранд.
Л. 174; отпрепарированные части цветка, наклеенные на слюдяную пластинку.
Л. 175; текст.
Л. 176; 12 × 10; рисунок частей цветка; каранд.
Л. 177; засушенное растение.

Anchusa rosea Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 125. — Cent.: **tab. 43.** (= *Nonea rosea* (Bieb.) Link).

Anchusa stylosa Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 123. — Cent.: **tab. 23.**

Л. 197; 57.5 × 34; тушь.*

Aster leptophyllus Fisch. 1812, Cat. Horti Gorenk. ed. 2 : 39. (= *Galatella angustissima* (Tausch.) Novopok.).

Л. 165; засушенное растенне.
Л. 164; текст (фр.). об. (нем.).
Л. 158; 40.7 × 26.2; гуашь; «C. Crussow pinx.».
Л. 159; 53.7 × 35; тушь.

«*Astragalus aduncus*» — Cent.: **tab. 80.**

Л. 105; 34 × 27; тушь, акв.***

Прнмечанне. *A. aduncus* auct. non Willd. На рнсунке нзображено растенне, относящееся к позднее опнсанному *A. cancellatus* Bunge. Эта ошнбка М. Бнберштейна способствовала неверному представленню об этом внде.

Astragalus brachycarpus Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 201. — Cent.: **tab. 58.**

Л. 112; 57.5 × 35; тушь, акв.*

Astragalus calycinus Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 199. — Cent.: **tab. 9.**

Л. 184; 58 × 35; тушь.**

Astragalus corniculatus Bieb. 1810, Cent. Pl. Rar. Ross. Merid. 1: **tab. 45.**
Astragalus mixtus Bieb. 1810, Cent. Pl. Rar. Ross. Merid. 1: **tab. 26.** (= *A. albidus* Waldst. et Kit.).
Astragalus striatellus Pall. ex Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 189. — Cent.: **tab. 20.** (= *A. guttatus* Banks et Sol.).

Л. 194; 58.3 × 35.6; тушь** (рнс. 3).

Betonica nivea Stev. 1812, Mem. Soc. Nat. Mosc. 3 : 266. (= *Stachys discolor* Benth.).

Л. 86; 52.6 × 36; тушь.**
Л. 87; 36 × 22.3; каранд. эскнз на бумаге, сложенной вдвойне; венчнк окрашен.
Л. 88; 50 × 26.5; гуашь, акв.; «A. Sudakow pinx.».
Л. 89; 53 × 36; каранд., тушь.
Л. 90; текст (фр.), об. (нем.).
Л. 91; засушенное растенне.

Campanula adamii Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 155. — Cent.: **tab. 16.** (= *C. bellidifolia* Adams).

Л. 190; 57.7 × 35.8; тушь.**

Campanula collina Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 152. — Cent.: **tab. 42.**

Л. 212; 57 × 35; тушь, акв.*

Campanula eriocarpa Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 149. (= *C. latifolia* L.).

Л. 120; 43 × 19.2; акв.
Л. 121; 55 × 32; эскнз, каранд.
Л. 122; засушенное растенне.

Campanula lactiflora Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 153. — Cent.: **tab. 10.** (= *Gadellia lactiflora* (Bieb.) Schulkina).

Л. 185; 41 × 28.*

Capparis ovata Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 1. — Cent.: **tab. 68.** (= *C. herbacea* Willd.).

Л. 51; 27.5 × 22.3; эскнз.
Л. 52; 58 × 35; эскнз.
Л. 53; 57 × 34.8; тушь, акв.*

Carduus seminudus Bieb. 1803, in Willd. Sp. Pl. 3 : 1657.

Л. 98; 47.5 × 35.4; тушь, акв.*; «*Carduus cretacea*».

Carduus wolgensis Bieb. 1809, in Willd. Enum. 2 : 839. — Cent.: **tab. 44.** (= *Cousinia astracanica* (Spreng.) Tamamsch.).

Л. 213; 58 × 35; тушь.**

Centaurea dealbata Willd. 1803, Sp. Pl. 3 : 2295. — Cent.: **tab. 53.**

Л. 107; 57 × 35; тушь, акв.*; «*Centaurea dealbata*».

Centaurea trinervia Steph. 1803, in Willd. Sp. Pl. 3, 3 : 2301.

Л. 135; текст (фр.), об. (нем.).
Л. 136; засушенное растение.
Л. 137; 40 × 24.5; гуашь; «C. Crussow pinx.».
Л. 138; 51.5 × 34; эскиз, каранд.

Centaurea ochroleuca Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 344. — Cent.: **tab. 46.** (= *C. cheiranthifolia* Willd.).

Л. 214; 57 × 34; тушь, акв.*

Cheiranthus siliculosus Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 121. (= *Syrenia siliculosa* (Bieb.) Andrz.).

Л. 166; 41.2 × 26.5; «C. Crussow pinx.».
Л. 167; 54 × 34.5; тушь.
Л. 168; текст (фр.), об. (нем.).
Л. 169; засушенное растение.

Convolvulus hirsutus Stev. ex Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 422. — Cent.: **tab. 6.** (= *C. betonicifolius* Mill.).
Convolvulus holosericeus Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 147. — Cent.: **tab. 24.**

Л. 198; 57.8 × 35.7; тушь, акв.*

Crocus reticulatus Stev. ex Adams, 1805, in Web. et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 45; Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 28. — Cent.: **tab. 1.**
Crocus speciosus Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp.: 11. — Cent.: **tab. 71.**

Л. 92; 33 × 21.5; тушь, акв.

Crucianella mollugionoides Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 106. — Cent.: **tab. 65.** (= *Asperula molluginoides* (Bieb.) Reichenb.).

Л. 48; 58.5 × 35.3; тушь, акв.*

Delphinium flexuosum Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 12. — Cent.: **tab. 64.**
Delphinium speciosum Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 12. — Cent.: **tab. 5.**
Dianthus campestris Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 326. — Cent.: **tab. 8.**

Л. 183; 48 × 29.5; тушь, акв.*

Dianthus pseudoarmeria Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 323. — Cent.: **tab. 70.**

Л. 54; 35.5 × 29; эскиз, тушь, акв.

Dianthus squarrosus Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 331. — Cent.: **tab. 33.**

Л. 203; 57.8 × 35.2; тушь.**

Eremurus spectabilis Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 269. — Cent.: **tab. 61.**

Л. 44; 47 × 32; тушь, акв.**; «*Eremurus caucasicus*».
Л. 45; 58.5 × 32.2; тушь, акв.*

Erodium ruthenicum Bieb. 1810, Cent. Pl. Rar. Ross. Merid. 1: **tab. 48.**

Л. 216; 58 × 35.5; тушь, акв.*

Fritillaria lutea Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 269, non Miller. — Cent.: **tab. 41.** (= *F. ophioglossifolia* Freyn et Synt.).

Л. 211; 58.2 × 35; тушь.

Fritillaria tulipifolia Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 270. — Cent.: **tab. 21.** (= *F. caucasica* Adams).

Л. 195; 57.5 × 36.5; тушь.**

Fritillaria verticillata Willd. 1799, Sp. Pl. 2 : 91.

Л. 65; 40 × 26; эскиз, тушь, акв.
Л. 64; засушенное растение.

Galega orientalis Lam. 1786, Encycl. Met. 2 : 596. — Cent.: **tab. 67.**

Л. 50; 58 × 32; тушь, акв.*

Gentiana angulosa Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 197. — Cent.: **tab. 47.**

Л. 215; 57.5 × 35.4; тушь, акв.*

Gentiana gelida Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 196.

Л. 123; 10 × 6; эскиз, каранд.
Л. 124; 39.7 × 26.2; гуашь; «A. Sudakow pinx.».
Л. 125; текст (фр.), об. (нем.).
Л. 126; засушенное растенне, на этнкетке: «*Campanula gelida*».

Gladiolus imbricatus L. 1753, Sp. Pl.: 37. — Cent.: **tab. 60.**

Л. 114; 58 × 35.4; тушь, акв.*

Hablitzia tamnoides Bieb. 1817, Mem. Soc. Nat. Mosc. 5 : 24. — Cent.: **tab. 54.**

Л. 108; 58 × 35.5; тушь, акв.*

Hedysarum grandiflorum Pall. 1773, Reise, 2 : 743. — Cent.: **tab. 63.**

Л. 47; 58 × 32.2; тушь, акв.*

Hedysarum tauricum Pall. ex Willd. 1802, Sp. Pl. 3, 2 : 1208.

Л. 74; 34.2 × 48.3; эскиз, тушь, акв.
Л. 73; засушенное растение.

Iris furcata Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 42. — Cent.: **tab. 51.** (= *I. aphylla* L.).

Л. 100; 34 × 30; «*Iris bifurca*».

Iris guldenstaedtiana Lepech. 1784, Acta Acad. Scien. Petrop. pro anno 1781, 1 : 292. (= *I. halophila* Pall.).

Л. 57; 49 × 35.5; эскиз, тушь, акв.; «*Iris ochroleuca*».
Л. 59; засушенное растение.

Iris humilis Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 33. — Cent.: **tab. 31.**
Iris notha Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 45. — Cent.: **tab. 77.**

Л. 101; 47.9 × 35.2; эскиз, тушь, акв.
Л. 102; 57.5 × 35; эскиз, каранд., тушь.

Iris reticulata Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 34. — Cent.: **tab. 11.** (= *Iridodictyum reticulatum* (Bieb.) Rodionenko).

Л. 186; 58 × 35.4; тушь.**

Lagoseris crepoides Bieb. 1810, Cent. Pl. Rar. Ross. Merid. 1: **tab. 30.** (= *L. purpurea* (Willd.) Boiss.).

Л. 201; 58 × 35.5; тушь, акв.

Lathyrus rotundifolius Willd. 1802, Sp. Pl. 3, 2 : 1088. — Cent.: **tab. 22.**

Л. 196; 58 × 34; тушь, акв.***

Lilium monadelphum Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 267. — Cent.: **tab. 4.**
Linaria macroura (Bieb.) Bieb. 1810, Cent. Pl. Rar. Ross. Merid. 1: **tab. 27.**
Lonicera iberica Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 158. — Cent.: **tab. 13.**

Л. 187; 57.7 × 35.7; тушь.**

Lysimachia verticillaris Spreng. 1807, Mantissa Prima Fl. Hal.: 36. — Cent.: **tab. 32.**

Л. 202; 57.7 × 35.2; тушь, акв.*

Medicago cretacea Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 223. — Cent.: **tab. 76.** (= *Melilotoides cretacea* (Bieb.) Sojak).

Л. 99; 47.8 × 35; тушь, акв.*

Medicago glutinosa Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 224.

Л. 67; 49 × 34; тушь, акв.*
Л. 68; засушенное растение.

Merendera caucasica Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 293. — Cent.: **tab. 50.** (= *M. trigyna* (Stev. ex Adams) Stapf).

Л. 218; 58 × 35; тушь.**

Myosotis barbata Bieb. 1800, in Georgi, Beschreib. Russ. Reichs, 3, 4 : 751; id. (descr.) 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 121. — Cent.: **tab. 36.** (= *Lappula barbata* (Bieb.) Guerke).

Л. 206; 57.2 × 34.9; тушь, акв., гуашь.*

Myosotis macrophylla Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 119. — Cent.: **tab. 14.** (= *Brunera macrophylla* (Adams) Johnst.).

Л. 188; 58.5 × 35; тушь.**

Nepeta serpyllifolia Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 40. — Cent.: **tab. 28.** (= *Micromeria serpyllifolia* (Bieb.) Boiss.).

Л. 200; 58 × 35; тушь, акв., гуашь.

Nigella segetalis Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 16. — Cent.: **tab. 25.**

Л. 199; 58 × 35.8; тушь, акв., гуашь.*

Onobrychis pallasii (Willd.) Bieb. 1810, Cent. Pl. Rar. Ross. Merid. 1: **tab. 35.**

Л. 205; 57.5 × 35; тушь, акв.*

Onobrychis radiata (Desf.) Bieb. 1832, Cent. Pl. Rar. Ross. Merid. 2: **tab. 55.**

Л. 109; 50 × 33.7; тушь, акв.*; «*Hedysarum buxbaumii*».

Onosma simplicissima L. 1762, Sp. Pl. ed. 2 : 196. — Cent.: **tab. 57.**

Л. 111; 48.6 × 34.2; тушь, акв.*

Onosma tinctoria Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp.: 136. — Cent.: **tab. 79.**

Л. 104; 49 × 35; тушь, акв.*

Orobanche alba Steph. 1800, in Willd. Sp. Pl. 3, 1 : 350. — Cent.: **tab. 52.**

Л. 106; 57 × 35; тушь, акв.*

Orobanche coccinea Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp.: 58. — Cent.: **tab. 56.** (= *Diphelypaea coccinea* (Bieb.) Nicolson).

Л. 110; 58 × 35; тушь, акв.*

Paris incompleta Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 306. — Cent.: **tab. 74.**

Л. 97; 36.4 × 25; эскиз.

Potentilla geoides Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 404.

Л. 82; 41.1 × 19.5; гуашь; «A. Sudakow pinx.».
Л. 83; засушенное растение.
Л. 84; 57.3 × 35.4; эскиз, каранд.

Psoralea acaulis Stev. in Hoffm. 1808, Commentat. Soc. Phys. Mat. Mosq. 1 : 47. — Cent.: **tab. 49.** (= *Bituminaria acaulis* (Stev.) Stirton).

Л. 139; 42 × 26.7; гуашь; «A. Sudakow pinx.».
Л. 140; 57 × 35; тушь.
Л. 141; текст (фр.), об. (нем.).
Л. 142; засушенное растение.

Puschkinia scilloides Adams 1805, Nova Acta Sci. Imp. Petrop. Hist. Acad. 14 : 164.

Л. 117; засушенное растение.
Л. 118; этикетка: «*Puschkinia scilloides* Iberia orient.».

Pyrethrum roseum (Adams) Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 324. — Cent.: **tab. 34.** (= *P. coccineum* (Willd.) Worosch.).

Л. 204; 57.7 × 32; тушь.**

Pyrethrum sericeum (Adams) Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 323. — Cent.: **tab. 78.**

Л. 103; 47 × 29.7; эскиз, тушь, акв.***

Ranunculus oxyspermus Bieb. 1799, in Willd. Sp. Pl. 2, 2 : 1328.

Л. 153; 30 × 20; эскиз, каранд.
Л. 155; 33 × 24.8; гуашь; «C. Crussow pinx.».
Л. 156; засушенное растение.

Ranunculus polyrhizos Steph. 1799, in Willd. Sp. Pl. 2, 2 : 1324. — Cent.: **tab. 19.**

Л. 193; 58.2 × 35.2; тушь.**

«*Raphum rotundifolium*».

Л. 179; 32 × 24.2; эскиз.
Л. 180; засушенное растение.
Примечание. Под этим названием значится растение из сем. *Brassicaceae*. Имеется пакетик с надписью «Siliquae».

Robinia grandiflora Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 168. — Cent.: **tab. 15.** (= *Caragana grandiflora* (Bieb.) DC.).

Л. 189; 58 × 32.5; тушь.**

Rosa ferox Bieb. 1810, Cent. Pl. Rar. Merid. 1: **tab. 37.** (= *R. turcica* Rouy).

Л. 207; 57.5 × 35.5; тушь.**

Rosa pigmaea Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 397. — Cent.: **tab. 2.** (= *R. gallica* L.).
Rosa pulverulenta Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 399. — Cent.: **tab. 62.**

Л. 46; 58 × 35; тушь, акв.*

Saponaria glutinosa Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 322. — Cent.: **tab. 66.**

Л. 49; 58.2 × 32.6; тушь, акв.*

Saxifraga irrigua Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 460. — Cent.: **tab. 78.**

Л. 95; 28.5 × 21.7; эскиз.
Л. 96; 40 × 25.5; тушь, акв.

Scorzonera ensifolia Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 235.

Л. 145; 40.7 × 25.5; гуашь; «C. Crussow pinx.».
Л. 146; 55 × 35; эскиз, каранд.
Л. 147; 51.4 × 33.7; эскиз.
Л. 148; текст (фр.), об. (нем.).
Л. 149; 21 × 16; текст (нем., фр.); «Pro Boschiak».
Л. 150; засушенное растение.

Scorzonera eriosperma Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp.: 192. — Cent.: **tab. 69.** (= *S. biebersteinii* Lipsch.).

Л. 53; 57.5 × 34.8; тушь, акв.

Sedum pilosum Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 352. — Cent.: **tab. 40.** (= *Prometheum pilosum* (Bieb.) H. Ohba).

Л. 210; 57.7 × 32; тушь.**

Serratula picris (Pall. ex Willd.) Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 266. — Cent.: **tab. 48.** (= *Acroptilon repens* (L.) DC.).

Л. 130; 21 × 17; текст (нем.), об. (фр.).
Л. 132; 41.5 × 26; эскиз; «C. Crussow pinx.».
Л. 133; засушенное растение.

Serratula stoechadifolia Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 266. — Cent.: **tab. 49.** (= *Jurinea stoechadifolia* (Bieb.) DC.).

Л. 217; 58 × 35; тушь, акв.*

Sideritis taurica Steph. ex Willd. 1800, Sp. Pl. 3, 1 : 66. — Cent.: **tab. 39.**

Л. 209; 57.5 × 35.5; тушь, акв.*

Silene supina Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 336. — Cent.: **tab. 3.**

Sobolewskia lithophila Bieb. 1832. Cent. Pl. Rar. Ross. Merid. 1: **tab. 59.** (= *S. sibirica* (Willd.) P. W. Ball.).

Л. 113; 57 × 35.2; тушь, акв.*; «*Crambe macrocarpa*».

Stachys angustifolia Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 52.

Л. 78; 24.7 × 20.5; каранд. эскиз, окрашены чашечка и венчик.
Л. 79; 58 × 35.2; каранд. эскиз.
Л. 81; засушенное растение.

Thymus graveolens Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 60. — Cent.: **tab. 38.** (= *Acinos graveolens* (Bieb.) Link).

Л. 208; 58 × 35; тушь, акв.***

Verbascum sinuatum L. 1753, Sp. Pl. :178. — Cent.: **tab. 72.**

Л. 93; 34 × 25; эскиз, тушь, акв.*; «Inkerman».
Л. 94; 49.7 × 35.5; эскиз.

Veronica amoena Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 14. — Cent.: **tab. 18.**

Л. 192; 57.5 × 35; тушь.**

Veronica umbrosa Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 414. — Cent.: **tab. 7.**

Ziziphora serpillacea Bieb. 1798, Tabl. Prov. Casp.: 111.

Л. 127; 27 × 23; каранд.
Л. 128; засушенное растение.

Ziziphora taurica Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 414.

Л. 60; 35 × 25.5; тушь, акв.***
Л. 61; засушенное растение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вульф Е. А. Материалы для биографии Хр. Стевена. Письма Хр. Стевена к Маршаллу Биберштейну (1800—1826) // Вестн. русск. фл. 1917. Т. 3. Вып. 1. С. 55—77.

Канаев И. И. Жорж Кювье. Л., 1976. 212 с.

Караваев М. Н., Губанов И. А., Шведчикова Н. К. Аутентичные образцы новых видов Ф. Биберштейна, хранящиеся в Гербарии Московского университета (MW) // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 256—267.

Липшиц С. Ю. Переписка Декандолей с Х. Стевеном // Бот. журн. 1938. Т. 23. № 1. С. 252—267.

Липшиц С. Ю. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь. Т. 1. М., 1947. 336 с.

Некрология. Ф. Маршалл Биберштейн // Московский телеграф. 1826. Ч. 10. Кн. 15. С. 349—351.

Петров В. А. Растения Маршалла Биберштейна с Курт-Булагского эйлага // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1940. № 11. С. 24—33.

Русский биографический словарь. Т. «Бетанкур—Бякстер». Репр. воспр. изд. 1908 года. М., 1995. 599 с.

[*Роммель Т. Х.*] Пять лет из истории Харьковского университета. Воспоминания профессора Роммеля о своем времени, о Харькове и о Харьковском университете. Харьков, 1868. 111 с.

Стевен Н. А. Путешествия Христиана Стевена // Бюлл. гос. Никитского ботан. сада. 1981. Вып. 1 (44). С. 10—15.

Станков С. С. Христиан Христианович Стевен. М., 1940. 48 с.

Смолянинова Л. А. Гербарий Маршалла Биберштейна // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 4. С. 564—565.

Stafleu F. A., Cowan R. S. Taxonomic literature. Vol. 3. Lh—O. Bohn, Utrect, 1981. 980 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 IV 1996

SUMMARY

Friedrich August Marschall von Bieberstein (1768—1826), eminent Russian naturalist and administrator, the author of the classical work «Flora taurico-caucasia» (T. 1—2. Charkov, 1808; T. 3. 1819, Charkov). Eighty species of plants are presented in «Centuria plantarum rariorum Rossiae meridionalis...» (Pars 1. Charkov, 1810; Pars 2, 3. Petropoli, 1832, 1843). One hundred and two species from F. A. Marschall von Bieberstein's iconographic materials are kept in the Archives of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg Branch. There are 22 specimens of plants. These pictures and all material are the important elements of the protologues of 73 Marschall Bieberstein's species.

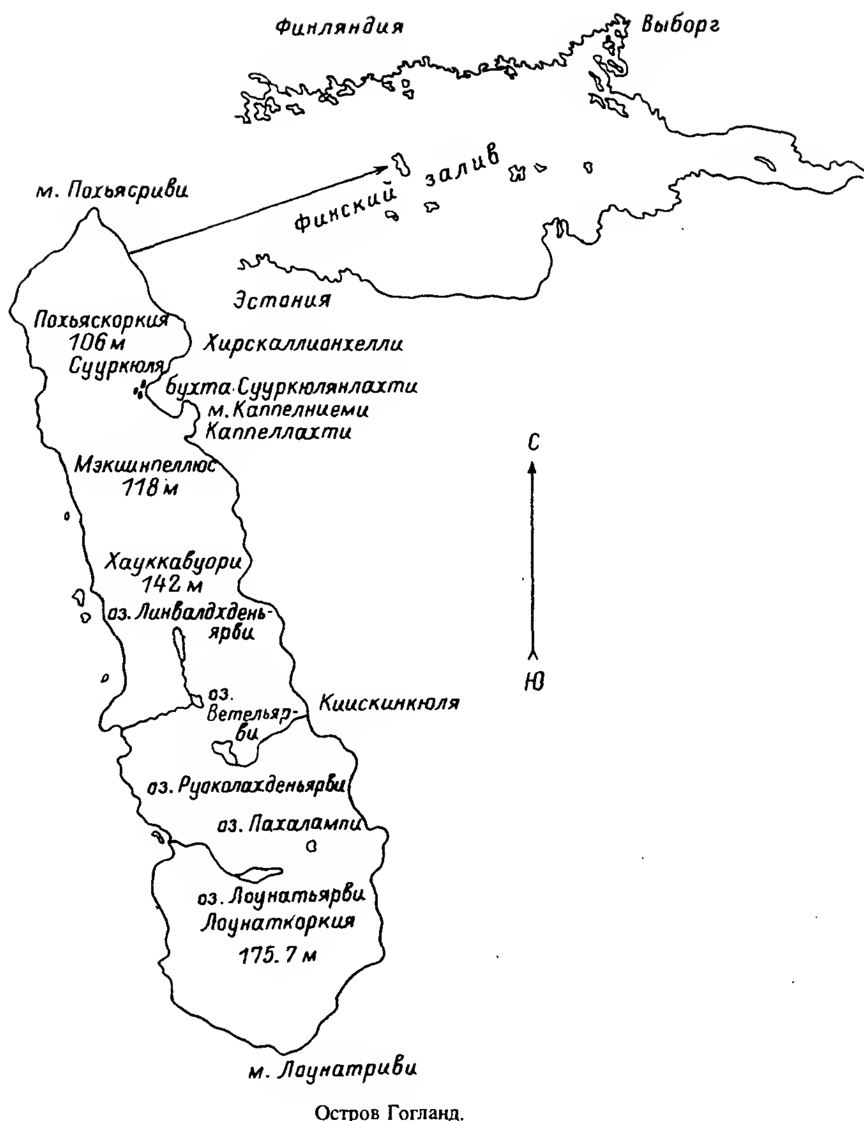
УДК 581.9 (470.23) Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 12

© **Е. А. Глазкова**

ОЧЕРК ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОСТРОВА ГОГЛАНД (ФИНСКИЙ ЗАЛИВ)

E. A. GLAZKOVA. AN ESSAY ON THE FLORA AND VEGETATION OF THE HOGLAND ISLAND (THE GULF OF FINLAND)

Приведены данные по флоре и растительности острова Гогланд, расположенного в восточной части Финского залива. Сообщается о флористических находках на Гогланде, приводится краткое описание растительности острова.



Остров Гогланд.

«Беспорядочиый хаос скальных вершин, разделениых многочнсленными петлеобразными долинами, н развалины, образованные отколотыми каменнымн глыбамн, лежащими у подножня в диком беспорядке, — таков общий характер острова Гогланд».

A. G. Schrenk. Skizze der Vegetation auf der Insel Hochland im Finnischen Meerbusen.

Летом 1994—1995 гг. автор изучал флору острова Гогланд, расположенного в восточной части Финского залива. С середины XIX в. до 30-х годов XX в. флористические исследования на Гогланде проводились в основном финскими ботаниками (Brenner, 1871, 1885; Saelan, 1900; Häyren, 1943), поскольку остров принадлежал Финляндии. После 1939 г. эта интереснейшая во флористическом отношении территория долгое время оставалась вне поля зрения русских ботаников.

Среди островов восточной части Финского залива Гогланд занимает наиболее изолированное положение. Остров расположен в 42 км к югу от Котки (Финляндия)

и в 65 км к северу от побережья Эстонии. Гогланд вытянут с юго-юго-востока на северо-северо-запад, имеет длину 11 км и ширину от 1.5 до 3 км. Территория острова представляет собой типичный ландшафт Фенноскандии — выходы плитных кристаллических пород протерозойского возраста, покрытые плащом маломощной щебнистой морены. Гогланд состоит из 3 горных массивов, которые делят остров на северную, центральную и южную части. Наиболее значительные высоты: Похьяскоркия (106 м над ур. м.) в северной части острова, Хауккавуори (142 м над ур. м.) и Мэкиинпеллюс (118 м над ур. м.) — вершины одной горы, Лоунаткоркия (175.7 м над ур. м.) в южной части острова (см. рисунок). Берега Гогланда состоят из скал, гальки, очень редко — песка. Огромные галечники находятся на западном побережье острова Гогланд и на мысе Лоунатриви (Южный).

Рельефом во многом определяется характер растительности о-ва Гогланд. Похьяскоркия почти совсем голая, за исключением редких березок и сосен, Хауккавуори и Мэкиинпеллюс покрыты в основном невысокими соснами, в южной части острова встречаются березняки. Еловые леса приурочены к долинам гор. Среди ельников преобладают чернично-зеленомошные, где кустарничково-травяный ярус составляют: *Vaccinium myrtillus* L., *Lycopodium annotinum* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Orthilia secunda* (L.) House, *Pyrola rotundifolia* L., *Trientalis europaea* L., *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Linnaea borealis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Lycopodium clavatum* L., *Paris quadrifolia* L., обильны также *Hepatica nobilis* Mill., *Daphne mezereum* L., *Carex digitata* L., *Millium effusum* L., на валунах — *Polypodium vulgare* L. Часто в качестве примеси в древостое участвует *Betula pubescens* Ehrh. На острове встречаются также заболоченные ельники с *Eriophorum polystachion* L., *Equisetum sylvaticum* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Corallorhiza trifida* L., *Listera cordata* (L.) R. Br., *Salix caprea* L., *Vaccinium myrtillus* L. и др.

Сосна доминирует на острове, но лишь в долинах образует небольшие боры. В основном же на Гогланде преобладают редины с невысокой сосной. Такие участки заняты вереском, брусникой и толокнянкой. Из травянистых растений здесь обычны: *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Hieracium pilosella* L., *H. umbellatum* L., *Festuca ovina* L., *Linnaea borealis*, *Sedum acre* L. и *Veronica officinalis* L. Вершины скал покрыты накипными лишайниками и редкими сосенками. У подножия скал встречаются *Rubus idaeus* L., *Viburnum opulus* L., *Frangula alnus* Mill., *Ribes alpinum* L., *Cotoneaster integerrimus* Medik.

Мелколиственный лес находится только в южной части острова — на Лоунаткоркия и Лоунатриви. Это небольшие березовые рощи с примесью рябины и ели. Здесь обычны *Vaccinium myrtillus*, *Melica nutans* L., *Pyrola rotundilolia*, на опушках — *Hypericum perforatum* L., *Scrophularia nodosa* L., *Fragaria vesca* L., *Leucanthemum vulgare* Lam. Большой интерес представляет обнаруженный здесь вид *Sanicula europaea* L., встречающийся в Ленинградской обл. лишь по склону литориновой террасы Финского залива. До 1994 г. имелись только старые сведения о его нахождении на о-ве Гогланд.

В понижениях между гор располагаются сфагновые болота и 5 озер: Линвалахденьярви, Ветельярви, Руоколахденьярви (Купальное), Лоунатьярви (Дальнее), Пахалампи. Озеро Линвалахденьярви расположено на высоте 47 м над ур. м., у подножия Хауккавуори. Из водных растений в озере встречаются: *Nymphaea candida* J. Presl, *Potamogeton perfoliatus* L., *P. natans* L. На болотистых берегах озера кроме обычных (*Carex rostrata* Stokes ex Willd., *C. nigra* (L.) Reichard, *C. cinerea* Poll., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Eriophorum polystachion* L., *Scheuchzeria palustris* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Andromeda polifolia* L., *Drosera rotundifolia* L., *D. anglica* Hudson, *D.* × *obovata* Mert. ex Koch. и др.) обнаружены многие редкие виды: *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr., *Rhynchospora fusca* (L.) Ait. fil., *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Drosera intermedia* Hayne. В мочажинах растут виды рода *Utricularia* (*U. minor* L., *U. intermedia* Hayne), *Hippuris vulgaris* L. Озеро Ветельярви расположено южнее Линвалахденьярви, на высоте 40 м над ур. м. Берега озера сильно заросли тростни-

ком, кое-где встречаются *Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus* Turcz. ex Rupr., *Carex lasiocarpa* Ehrh., *C. echinata* Murr., *Drosera anglica*, *Nymphaea candida*. Дно озер Ветельярви и Линвалахденьярви илистое, болотистое, в отличие от 2 более крупных озер, Купального и Дальнего, имеющих частично каменистое дно. Озеро Лоунатьярви (Дальнее) — самое большое из озер Гогланда (600 м в дл. с запада на восток) — находится у подножия Лоунаткоркия. В этом мелководном олиготрофном водоеме встречаются характерные для таких местообитаний виды: *Lobelia dortmanna* L. и *Juncus bulbosus* L. Северный берег озера занят сосново-сфагновым болотом с *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* L., *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Succisa pratensis* Moench, многими видами рода *Carex* (*C. pauciflora* Lightf., *C. dioica* L. и др.). К северо-востоку от Дальнего оз., посреди сфагнового болота, расположено маленькое (около 80 м в диам.) озерцо Пахалампи. Из озер о-ва Гогланд только оно не имеет водостока. В озере встречаются *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea* (L.) Smith. По берегам много кустарничков: *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Empetrum nigrum* L.

Наибольший интерес представляют виды, связанные с обнажениями кристаллических пород. Здесь наряду с обычными видами (*Lerchenfeldia flexuosa*, *Crepis tectorum* L., *Sedum acre*, *Campanula rotundifolia* L., *Festuca rubra* L. и др.) обильно встречаются *Allium schoenoprasum* L., *Spergula morisonii* Boreau, *Geranium robertianum* L., а также *Steris alpina* (L.) Šourková, указывающийся финскими ботаниками. В сырых расщелинах скал растут многие редкие в Ленинградской обл. виды папоротников: *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *A. trichomanes* L., *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. 1-й из указанных видов, обнаруженный автором на о-вах Гогланд и Большой Тютерс, был до настоящего времени известен лишь по очень старым сведениям (Schrenk, 1841). О-в Гогланд богат видами рода *Sedum*, многие из которых также связаны со скальными местообитаниями. Кроме широко распространенных *Sedum acre*, *S. purpureum* (L.) Schult. и сбежавшего из культуры *S. spurium* Bieb., на о-ве Гогланд встречаются *S. album* L., *S. annuum* L., *S. sexangulare* L. Последние 3 вида, известные только по старым находкам, считались исчезнувшими и лишь в 1995 г. были вновь обнаружены автором на о-ве Гогланд.

S. album L. Найден на вершине Похьяскоркия; о-в Гогланд — единственное местонахождение вида на территории России. Этот вид встречается в южной Швеции, в западных районах Эстонии, в южной Норвегии.

S. annuum L. Обнаружен на вершине Лоунаткоркия и у подножия Хауккавуори. Распространен в Скандинавии, в России — только на о-ве Гогланд.

S. sexangulare L. Найден на вершине Похьяскоркия. Распространен в Дании, южной Швеции, единично в Эстонии и Латвии. О-в Гогланд — единственное местонахождение вида на территории Северо-Запада России.

В небольших углублениях и разломах в скалах на о-ве встречаются очень специфические болотные ценозы. Для таких болотец характерны многие виды рода *Carex* (*C. flava* L., *C. cinerea*, *C. echinata*, *C. paupercula* Michx. и др.), *Myrica gale* L., *Utricularia intermedia*, *Sparganium minimum* Wallr., *Dactylorhiza maculata* (L.) Sóo, *Succisa pratensis*, *Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *Drosera rotundifolia*, *D. anglica*, *Eriophorum polystachion*, *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Asch. et Graebn., *Valeriana officinalis* L., *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Juncus gerardii* Loisel., а также *Carex buxbaumii* Wahlenb., очень редкий вид в северных районах Ленинградской обл. Часто *Myrica gale*, *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Salix aurita* L. образуют сплошные заросли.

Берега о-ва Гогланд, состоящие из скал и галечников, совершенно не защищены от воздействия волн. Это определяет практически полное отсутствие водных сосудистых растений вдоль побережья острова. Лишь на мелководье в районе Хирскаллионхелли и в небольшой бухточке недалеко от бывшей деревни Киискинкюля встречаются *Batrachium marinum* Fries и *Potamogeton pectinatus* L. По скалистым берегам о-ва Гогланд, в трещинах и расщелинах обильны *Allium schoenoprasum*,

Campanula rotundifolia, *Oberna behen* (L.) Ikonn., *Juncus gerardii*, *Sagina nodosa* (L.) Fenzl., *Spergularia marina* (L.) Griseb., в районе Каппелниеми — *Tripleurospermum maritimum* (L.) Koch (ранее обнаружен автором на о-ве Бол. Тютерс и на побережье Нарвского залива). Илистые и песчано-галечные участки побережья редки на острове (Хирскаллионхелли, Каппеллахти, Суурколянлахти, Лоунатриви). Здесь встречаются *Blysmus rufus* (Huds.) Link, *Triglochin maritimum* L., *Glaux maritima* L., *Lotus ruprechtii* Min., *Plantago maritima* L., *P. winteri* Wirtg., *Leymus arenarius* (L.) Hochst., *Honckenya peploides* (L.) Ehrh., очень редко — *Cakile baltica* Jord. ex Pobed., *Lathyrus maritimus* (L.) Bigelow, *Centaurium littorale* (D. Turner) Gilmour, а также виды рода *Atriplex* (*A. praecox* Hulph., *A. prostrata* Boucher ex DC., *A. calotheca* (Rafn) Fries, *A. longipes* Drej.). Обнаруженный на о-ве Гогланд *A. longipes*, широко распространен в Южной Скандинавии, до 1995 г. был известен с южного побережья Финского залива и с эстонских островов Саарема и Хийумаа только по очень сомнительным находкам.

На о-ве Гогланд нет естественных лугов. Расположенные южнее бывшей деревни Киискинкюля луга образовались в результате осушения местными жителями болота и доставки земли с эстонского побережья. На искусственное происхождение этих лугов указывал еще в 1841 г. A.·G. Schrenk. Здесь встречаются *Centaurea jacea* L., *Silene nutans* L., *Hypericum maculatum* Crantz, *Dianthus deltoides* L., *Steris viscaria* (L.) Rafin., *Allium oleraceum* L., *A. angulosum* L. и др.

Очень велика доля апофитных и антропохорных видов — 26 % (131 вид) от общего числа видов сосудистых растений на о-ве Гогланд. Преобладают сорные (*Veronica arvensis* L., *Chenopodium album* L., *Lappula myosotis* Moench, *Sonchus arvensis* L. и др.) и рудеральные (*Artemisia absinthium* L., *Lepidium ruderale* L., *Arctium tomentosum* Mill. и др.) виды. До середины XIX в., когда остров был густо населен (около 1000 жителей), таких видов было значительно больше. Так, в 1871 г. для о-ва Гогланд приводится 153 апофитных и антропохорных вида (Brenner, 1871). Уже спустя 30 лет исчезли многие агрофиты (Saelan, 1900): *Fumaria officinalis* L., *Sinapis arvensis* L., *S. alba* L., *Agrostemma githago* L., *Camelina microcarpa* Andrz., *Consolida regalis* Gray, *Bromus arvensis* L., *Brassica campestris* L., *Centaurea cyanus* L., *Lamium amplexicaule* L., *Setaria viridis* (L.) P. Beauv., *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *E. helioscopia* L., *Buglossoides arvensis* (L.) Johnst., *Neslia paniculata* (L.) Desv., *Anchusa officinalis* L. и др. Большинство из этих видов ранее указывались как сорняки картофельных полей в деревнях Суркюля и Киискинкюля. Всего за период с 1835 по 1995 г. исчезло 29 апофитных и антропохорных видов о-ва Гогланд, но появились и некоторые новые виды — *Bromus hordaceus* L., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *Geranium pusillum* L., *Lamium hybridum* Vill., *Erysimum cheiranthoides* L. и др. Некоторые виды были специально завезены местными жителями на о-в Гогланд с материка. Так, в Суркюля были привезены: *Anchusa officinalis* L. — из Эстонии, *Impatiens parviflora* DC. — из Финляндии (Hayren, 1943); с семенами тимофеевки в Суркюля был завезен *Barbarea vulgaris* R. Br. (Brenner, 1871). *Acer platanoides* L., доставленный с материка в деревню Киискинкюля, сильно размножился, и теперь встречается в большом количестве в Суркюля и Киискинкюля. *Fraxinus excelsior* L., посаженный в Киискинкюля, сейчас образует в районе бывшей деревни ясеневую рощу и хорошо возобновляется.

Флоры близлежащих территорий Эстонии, Финляндии, России, соседних островов в значительной степени повлияли на формирование флоры о-ва Гогланд. Предварительные результаты позволяют сделать вывод о богатстве и разнообразии флоры о-ва Гогланд. Согласно данным автора и сведениям финских ботаников (Lampinen, Uotila, 1995), на острове насчитывается 515 видов сосудистых растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Brenner M. Bidrag till kännedom af Finska vikens övegetation // Notiser Sällsk. Fauna Flora Förhandlingar. 1871. Ny serie 8. S. 1—38, 445—448.

Brenner M. Bidrag till kännedom af Finska vikens övegetation. III. Tillägg till Hoglands Fanerogamflora // Meddelanden af Soc. Fauna Flora Fennica. 1885. Ny serie 11. S. 33—40.
Häyren E. Antropokorer och apofyter I Suurkylä på Hogland sommaren 1939 // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. 1943. Ny serie. 18. S. 65—67.
Lampinen R., Uotila P. On the supra-littoral vascular flora of the islands in the eastern Gulf of Finland // BFU Research Bul. 1995. P. 19—20.
Saelan T. Några anteckningar om flora på Hogland // Meddelanden af Soc. Fauna Flora Fennica. 1900. S. 73—81.
Schrenk A. G. Skizze der Vegetation auf der Insel Hochland im Finnischen Meerbusen // Beitr. Kenntniss Russischen Reiches. 1841. Folge 1. N 4. S. 143—162.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 2 IV 1996

SUMMARY

The Hogland island situated in the eastern part of the Gulf of Finland is very interesting in the botanical respect, but it has not been investigated so far. Some species of vascular plants of Hogland, *Sedum album* L., *S. sexangulare* L., *S. annuum* L., have not been found in other areas of Russia. According to the information obtained by author and Finnish botanists (1992—1993), the total number of vascular plant species growing in Hogland is about 515.

УДК 581.553 : 582.26(265.53)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 12

© Л. П. Перестенко

ФИТОЦЕНОЗЫ СУБЛИТОРАЛИ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ

L. P. PERESTENKO. SUBLITTORAL PHYTOCOENOSES OF THE EASTERN KAMTCHATKA AND THE COMMANDER ISLANDS

По материалам Гидробиологической экспедиции Зоологического института АН СССР к берегам восточной Камчатки в 1975 г. выделено и описывается 65 сублиторальных фитоценозов. Собрано 82 вида (52 красных, 23 бурых и 7 зеленых) водорослей, в том числе 5 видов, найденных только на командорском шельфе.

Гидробиологическая экспедиция Зоологического института АН СССР (ЗИН) к берегам восточной Камчатки работала на 11 разрезах от бухты Русской в Авачинском заливе до мыса Олюторский в Олюторском заливе (Перестенко, 1996). Один разрез был выполнен на западном шельфе о-ва Беринга (Командорские о-ва). Сбор материала проводился по методике, разработанной в Лаборатории морских исследований ЗИН под руководством А. Н. Голикова (Голиков, Скарлато, 1965). Материал собран сотрудниками Зоологического института А. Н. Голиковым, В. Г. Аверинцевым, А. М. Шереметевским. Количественный учет проводился на мерных площадях 10, 5, 3, 1, 0.5, 0.25, 0.1 и 0.01 м². При расчете биомассы видов на каждой станции проводилось усреднение биомассы, рассчитанной на мерных площадях. В каждом фитоценозе рассчитывали также суммарную биомассу красных, бурых и зеленых водорослей; суммарную биомассу всего фитоценоза, а также процентное соотношение видов в фитоценозе по биомассе. Фитоценозы выделяли по составу доминантов и субдоминантов с учетом сопутствующих видов (Быков, 1967; Калугина-Гутник, 1975; Работнов, 1978). Вследствие существования переходов между фитоценозами, исходя из имеющегося материала, мы были вынуждены выделять формации, основываясь на понимании формации как группы ассоциаций, доминанты которых являются

Список исследованных фитоценозов

ФИТОЦЕНОЗЫ СУБЛИТОРАЛИ КАМЧАТКИ

Формация Fucus evanescens, заливы Кроноцкий, Карагинский, Корфа, Олюторский, нижний горизонт литорали, сублитораль на глубине 0—3 м, камни, песок, ил.

1. Фитоценоз Fucus evanescens, Кроноцкий залив, бухта Ольги, 0.5 м, камни с песком.

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Fucus evanescens	*P*	3850	98.25
Neorhodomela larix	*R*	32.7	<1
Neoptilota asplenioides	*R*	16.8	<1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	10.9	<1
Halosaccion microsporum	*R*	7.5	<1
Rhodophyta		68.7	1.75
Phaeophyta		3850	98.25
Суммарная биомасса		3918.7	100

2. Фитоценоз Fucus evanescens—Sphacelaria plumosa, Карагинский залив, бухта Оссора, южный входной мыс, 1—2 м, песок с камнями.

Fucus evanescens	*P*	2350	85.79
Neorhodomela larix	*R*	175	6.38
Sphacelaria plumosa	*P*	92.5	3.37
Clathromorphum sp.	*R*	86.4	3.15
Rhodomela tenuissima	*R*	20	<1
Corallina pilulifera	*R*	10.5	<1
Polysiphonia japonica	*R*	2.6	<1
Pilayella littoralis	*P*	2.2	<1
Ceramium kondoi	*R*	+	
Rhodophyta		294.5	10.75
Phaeophyta		2444.7	89.25
Суммарная биомасса		2739.2	100

3. Фитоценоз Fucus evanescens, залив Карагинский, бухта Укинская, 3м.

Fucus evanescens	*P*	1345.7	99
Corallina pilulifera	*R*	6.1	<1
Chordaria flagelliformis	*P*	} 3	<1
Dictyosiphon foeniculaceus	*P*		
Polysiphonia japonica	*R*	2.7	<1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	0.4	<1
Neoptilota asplenioides	*R*	0.9	<1
Saundersella simplex	*P*	+	
Rhodophyta		10.1	2.77
Phaeophyta		1348.7	97.23
Суммарная биомасса		1358.8	100

4. Фитоценоз Fucus evanescens—Chordaria flagelliformis, Олюторский залив, бухта Южная Глубокая, северный берег, 1.2—1.5 м, камни с глинистым илом.

Fucus evanescens	*P*	1022	66.43
Chordaria flagelliformis	*P*	347	22.5
Dictyosiphon foeniculaceus	*P*	35	2.27
Pilayella littoralis	*P*	118.5	7.7
Pterosiphonia bipinnata	*R*	6	<1
Petalonia fascia	*P*	7	<1

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %
Chaetomorpha tortuosa	*C*	2.9	<1
Rhodophyta		6	0.4
Phaeophyta		1529.5	99.42
Chlorophyta		2.9	0.18
Суммарная биомасса		1538.4	100

5. Фитоценоз Fucus evanescens, Олюторский залив, бухта Южная Глубокая, северный берег, 1—2 м, камни.

Fucus evanescens	*P*	1194.6	88.48
Pilayella littoralis	*P*	84	6.22
Melanosiphon intestinalis	*P*	50	3.7
Chordaria flagelliformis	*P*	10	<1
Scytosiphon lomentaria	*P*	5	<1
Neorhodomela larix	*R*	6	<1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	0.45	<1
Chaetomorpha tortuosa	*C*	+	
Rhodophyta		6.45	0.48
Phaeophyta		1343.6	99.52
Суммарная биомасса		1350.05	100

Формация Alaria marginata+Laminaria bongardiana — известковые водоросли, заливы Авачинский, Кроноцкий, Карагинский, Корфа, Олюторский, нижний горизонт литорали, сублитораль на глубине 0—8 м, скалы, камни.

6. Фитоценоз Fucus evanescens+Alaria marginata+Laminaria bongardiana+Neorhodomela larix, залив Корфа, кут бухты Гека, 1.2—2 м, заиленный песок с камнями на скале.

Alaria marginata	*P*	230	16.2
Laminaria bongardiana	*P*	117.73	8.3
Fucus evanescens	*P*	500	35.2
Neorhodomela larix	*R*	485	34.14
Palmaria stenogona	*R*	21.4	1.5
Halosaccion hydrophorum	*R*	40.7	2.86
Dumontia contorta	*R*	5.7	<1
Ceramium kondoi, эпифит *Neorhodomela larix*	*R*	10.3	<1
Ulva fenestrata	*C*	7.45	<1
Porphyra purpurea, эпифит *Neorhodomela larix*	*R*	+	
Rhodophyta		563.10	39.8
Phaeophyta		847.73	59.68
Chlorophyta		7.45	0.52
Суммарная биомасса		1418.28	100

7. Фитоценоз Laminaria bongardiana+Alaria marginata, Кроноцкий залив, бухта Моржовая, 1.5—2 м, скала.

Laminaria bongardiana	*P*	3111.6	65.33
Alaria marginata	*P*	1476	31
Chordaria flagelliformis	*P*	116.52	2.45
Petalonia fascia	*P*	46	<1
Ulva fenestrata	*C*	7.6	<1
Acrosiphonia sp.	*C*	2.08	<1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	2.16	<1
Palmaria stenogona	*R*	0.8	<1
Rhodophyta		2.96	0.07
Phaeophyta		4750.12	99.73
Chlorophyta		9.68	0.2
Суммарная биомасса		4762.76	100

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
8. Фитоценоз Laminaria bongardiana+Alaria marginata, Кроноцкий залив, бухта Ольги, 1.5—2 м, скалы, камни.			
Laminaria bongardiana	*P*	16555	75
Alaria marginata	*P*	4300	19.5
Arthrothamnus bifidus	*P*	195	<1
Clathromorphum sp.	*R*	900	4.1
Palmaria stenogona	*R*	89	<1
Rhodomela sp.	*R*	5	<1
Ceramium kondoi	*R*	3.5	<1
Neoptilota asplenioides	*R*	2.5	<1
Rhodophyta		1000	5.42
Phaeophyta		21050	94.58
Суммарная биомасса		22050	100
9. Фитоценоз Alaria marginata, о-в Карагинский, мыс Уру.			
Alaria marginata	*P*	10000	97.1
Clathromorphum sp.	*R*	300	2.9
Суммарная биомасса		10300	100
10. Фитоценоз Laminaria bongardiana+Alaria marginata—Clathromorphum sp., залив Корфа, бухта Гека, мыс Ара, 0.5 м, скалы.			
Laminaria bongardiana	*P*	830	26.09
Alaria marginata	*P*	935	29.39
Clathromorphum sp.	*R*	1350	42.44
Petalonia fascia	*P*	16.5	<1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	25.7	<1
Acrosiphonia sonderi	*C*	22.7	<1
Odonthalia ochotensis	*R*	0.5	<1
Pilayella littoralis	*P*	0.45	<1
Rhodophyta		1376.2	43.26
Phaeophyta		1781.95	56.02
Chlorophyta		22.7	0.72
Суммарная биомасса		3180.85	100
11. а). Фитоценоз Laminaria bongardiana—Neoptilota asplenioides, залив Корфа, бухта Гека, мыс Ара, 3 м, скалы.			
Laminaria bongardiana	*P*	1197	10.88
Neoptilota asplenioides	*R*	8435.2	76.69
Clathromorphum sp.	*R*	1350	12.27
Rhodymenia pertusa	*R*	16	<1
Rhodophyta		9801.2	89.12
Phaeophyta		1197	10.88
Суммарная биомасса		10998.2	100
б). Фитоценоз Laminaria bongardiana—Neoptilota asplenioides, залив Корфа, бухта Гека, мыс Ара, 4 м, скалы.			
Laminaria bongardiana	*P*	874.6	47.77
Alaria marginata	*P*	200	10.92
Neoptilota asplenioides	*R*	656.4	35.85
Odonthalia ochotensis	*R*	100	5.46
Rhodomela pinnata	*R*	+	
R. sibirica	*R*	+	
Rhodophyta		756.4	41.31
Phaeophyta		1074.6	58.69
Суммарная биомасса		1831	100

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %
в). Фитоценоз Laminaria bongardiana—Neoptilota asplenioides, залив Корфа, бухта Гека, мыс Ара, 5—7 м, скалы, камни, песок.			
Neoptilota asplenioides	*R*	11.5	29.21
Turnerella mertensiana	*R*	8	20.32
Rhodymenia pertusa	*R*	5.16	13.1
Hymenena ruthenica	*R*	5.6	14.22
Hideophyllum yezoense	*R*	4.16	10.56
Ptilota filicina	*R*	2	5.1
Mazzaella phyllocarpa	*R*	1.6	4
Odonthalia ochotensis	*R*	0.76	1.9
Membranoptera beringiana	*R*	0.24	<1
Cirrulicarpus ruprechtianum	*R*	0.22	<1
Euthora cristata	*R*	0.13	<1
Rhodomela pinnata	*R*	+	
Суммарная биомасса		39.37	100
12. Фитоценоз Alaria marginata+Laminaria bongardiana, Олюторский залив, бухта Южная Глубокая, северный мыс, 5—6 м, валуны, камни.			
Alaria marginata	*P*	612.5	70.97
Laminaria bongardiana	*P*	238	27.58
Neoptilota asplenioides	*R*	7.5	<1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	2.15	<1
Chordaria flagelliformis	*P*	1.5	
Petalonia fascia	*P*	1.15	<1
Porphyra sp.	*R*	0.09	<1
Clathromorphum sp.	*R*	0.09	<1
Ptilota filicina	*R*	+	
Phycodrys riggii	*R*	+	
Fimbrifolium dichotomum subsp. *veprecula*	*R*	+	
Rhodophyta		9.83	1.14
Phaeophyta		853.15	98.86
Суммарная биомасса		862.98	100
13. Фитоценоз Alaria marginata+Laminaria bongardiana—Clathromorphum sp., Олюторский залив, бухта Анана, 5—8 м, выходы скал среди волнистого песка, камни, валуны.			
Alaria marginata	*P*	1050	36.9
Laminaria bongardiana	*P*	1045	36.74
Clathromorphum sp.	*R*	750	26.36
Rhodophyta		750	26.36
Phaeophyta		2095	73.64
Суммарная биомасса		2845	100
Формация Laminaria yezoensis+Laminaria bongardiana—Neoptilota asplenioides, заливы Кроноцкий, Карагинский, Корфа, Олюторский, 6—12 (18—20) м, камни, скалы, песок.			
14. Фитоценоз Laminaria yezoensis+L. bongardiana—Neoptilota asplenioides, Кроноцкий залив, бухта Ольги, 10—12 м.			
Laminaria yezoensis	*P*	222.4	29.78
L. bongardiana	*P*	155.7	20.85
Neoptilota asplenioides	*R*	333.4	44.64
Phycodrys riggii	*R*	6.23	<1
Clathromorphum sp.	*R*	29.1	3.8
Rhodophyta		368.73	49.38
Phaeophyta		378.1	50.62
Суммарная биомасса		746.83	100

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %

15. Фитоценоз Laminaria bongardiana+L. yezoensis, залив Корфа, бухта Гека, 6—8 м, камни, скалы, песок.

Laminaria bongardiana	*P*	500	66.95
L. yezoensis	*P*	150	20.1
Odonthalia ochotensis	*R*	72	9.64
Neoptilota asplenioides	*R*	11.7	1.56
Mazzaella phyllocarpa	*R*	9.5	1.27
Rhodymenia pertusa	*R*	1.9	<1
Rhodomela tenuissima	*R*	1.5	<1
Membranoptera beringiana	*R*	0.19	<1
Hymenena ruthenica	*R*	+	
Euthora cristata	*R*	+	
Ptilota filicina	*R*	+	
Rhodophyta		96.79	12.96
Phaeophyta		650	87.04
Суммарная биомасса		746.79	100

16. Фитоценоз Laminaria yezoensis+L. bongardiana, Олюторский залив, бухта Южная Глубокая, 9—12 м, скалы, валуны.

Laminaria yezoensis	*P*	855	74.1
L. bongardiana	*P*	145	12.5
Neoptilota asplenioides	*R*	154	13.3
Cirrulicarpus ruprechtianum	*R*	+	
Rhodophyta		154	13.34
Phaeophyta		1000	86.66
Суммарная биомасса		1154	100

17. Фитоценоз Laminaria yezoensis, Олюторский залив, бухта Южная Глубокая, 20 м, валуны, галька, камни.

Laminaria yezoensis	*P*	156.6	57.48
L. bongardiana	*P*	40	14.68
Turnerella mertansiana	*R*	44.48	16.32
Hymenena ruthenica	*R*	13.58	4.98
Agarum clathratum	*P*	8.4	3.1
Clathromorphum sp.	*R*	7	2.56
Euthora cristata	*R*	0.5	<1
Ptilota filicina	*R*	1.5	<1
Neoptilota asplenioides	*R*	0.3	<1
Velatocarpus pustulosus	*R*	+	
Phycodrys riggii	*R*	+	
Rhodophyta		67.36	24.74
Phaeophyta		205	75.26
Суммарная биомасса		272.36	100

Формация Arthrothamnus bifidus+Alaria marginata+Laminaria sp. sp., Кроноцкий залив, о-в Карагинский, мыс Африка, 4—15 м, скалы.

18. Фитоценоз Arthrothamnus bifidus+Laminaria bongardiana, Кроноцкий залив, мыс бухты Ольги, 4 м, скалы.

Arthrothamnus bifidus	*P*	2404.8	32
Laminaria bongardiana	*P*	4008	53.33
Alaria sp.	*P*	737.43	9.81
Neoptilota asplenioides	*R*	200.4	2.67
Rhodymenia pertusa	*R*	150.3	2
Porphyra variegata	*R*	6	<1

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Odonthalia ochotensis	*R*	3.9	<1
Tokidadendron kurilense	*R*	3.34	<1
Clathromorphum sp.	*R*	0.92	<1
Rhodophyta		364.86	4.85
Phaeophyta		7150.23	95.15
Суммарная биомасса		7515.09	100

19. Фитоценоз Arthrothamnus bifidus, мыс Африка, 4 м, валуны.

Arthrothamnus bifidus	*P*	7500	78.29
Alaria sp.	*P*	1420	14.82
Laminaria yezoensis	*P*	660	6.89
Суммарная биомасса		9580	100

20. Фитоценоз Arthrothamnus bifidus, восточный берег о-ва Карагинского, южнее мыса Промежуточного, 6—7 м, скалы.

Arthrothamnus bifidus	*P*	10400	97.54
Neoptilota asplenioides	*R*	250	2.34
Yendonia crassifolia	*R*	12.8	<1
Euthora cristata	*R*	+	
Rhodophyta		262.8	2.46
Phaeophyta		10400	97.54
Суммарная биомасса		10662.8	100

Формация Alaria fistulosa, Кроноцкий залив, мыс Африка, 7—15 м, скалы, валуны.

21. Фитоценоз Alaria fistulosa, Кроноцкий залив, бухта Ольги, 7 м.

Alaria fistulosa	*P*	5150	89.48
Laminaria sp.	*P*	570	9.9
Neoptilota asplenioides	*R*	35.35	<1
Arthrothamnus bifidus	*P*	+	
Rhodophyta		35.35	0.61
Phaeophyta		5720	99.39
Суммарная биомасса		5755.35	100

22. Фитоценоз Alaria fistulosa, мыс Африка, 7—8 м, скала.

Alaria fistulosa	*P*	8300	78.68
Arthrothamnus bifidus	*P*	1980	18.77
Alaria sp.	*P*	202	1.9
Neoptilota asplenioides	*R*	56.1	<1
Euthora cristata	*R*	1	<1
Mazzaella phyllocarpa	*R*	6.5	<1
Clathromorphum sp.	*R*	3	<1
Rhodophyta		66.6	0.63
Phaeophyta		10482	99.37
Суммарная биомасса		10548.6	100

Формация Thalassiophyllum clathrus+Agarum clathratum, Кроноцкий залив, мыс Африка, 8—16 м, скалы.

23. Фитоценоз Thalassiophyllum clathrus, Кроноцкий залив, бухта Моржовая, 8—10 м, скалы.

Thalassiophyllum clathrus	*P*	372.5	82.84
Pterosiphonia bipinnata	*R*	64.5	14.34
Chordaria flagelliformis	*P*	7.6	1.7

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %
Ulva fenestrata	*C*	5.05	1.12
Rhodophyta		64.5	14.34
Phaeophyta		380.1	84.53
Chlorophyta		5.5	1.13
Суммарная биомасса		449.65	100

24. Фитоценоз Thalassiophyllum clathrus+Laminaria sp.—Rhodymenia pertusa—Turnerella mertensiana, Кроноцкий залив, бухта Ольги, 7—8 м, скалы.

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %
Thalassiophyllum clathrus	*P*	100	12.54
Laminaria sp.	*P*	172	21.57
Arthrothamnus bifidus	*P*	16.7	2.1
Rhodymenia pertusa	*R*	165.3	20.72
Turnerella mertensiana	*R*	146.67	18.39
Neoptilota asplenioides	*R*	106.67	13.38
Odonthalia setacea	*R*	16.7	2.1
Alaria sp., проростки	*P*	11.1	1.4
Clathromorphum sp.	*R*	60	7.5
Porphyra variegata	*R*	2.34	<1
Rhodophyta		497.68	62.39
Phaeophyta		299.8	37.61
Суммарная биомасса		797.48	100

Формация Agarum clathratum—Turnerella mertensiana—Hideophyllum yezoense, мыс Африка, залив Корфа, 10—15 м, скалы, камни.

25. Фитоценоз Agarum clathratum+Thalassiophyllum clathrus—Ptilota filicina, мыс Африка, 14—15 м, скалы.

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %
Agarum clathratum	*P*	1372	58.68
Thalassiophyllum clathrus	*P*	715	30.58
Ptilota filicina	*R*	193.97	8.3
Neoptilota asplenioides	*R*	3.25	<1
Turnerella mertensiana	*R*	23.75	1
Constantinea rosa-marina	*R*	30	1.28
Callophyllis rhynchocarpa	*R*	0.25	<1
Hymenena ruthenica	*R*	+	
Rhodophyta		251.22	10.74
Phaeophyta		2087	89.26
Суммарная биомасса		2338.22	100

26. Фитоценоз Agarum clathratum, залив Корфа, мыс Приметный, 12.5 м, скалы.

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %
Agarum clathratum	*P*	4500	89.98
Turnerella mertensiana	*R*	276	5.52
Clathromorphum sp.	*R*	225	4.5
Rhodophyta		501	10
Phaeophyta		4500	90
Суммарная биомасса		5001	100

27. Фитоценоз Agarum clathratum—Turnerella mertensiana, залив Корфа, бухта Гека, 10—12 м, вертикальная скала.

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %
Agarum clathratum	*P*	5.37	4.6
Turnerella mertensiana	*R*	100	85.73
Ptilota filicina	*R*	8.1	6.94
Callophyllis rhynchocarpa	*R*	2	1.73

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Phyllophora truncata	*R*	1.18	1
Rhodophyta		111.28	94.4
Phaeophyta		5.37	4.6
Суммарная биомасса		116.65	100

28. Фитоценоз Agarum clathratum—Hideophyllum yezoense, залив Корфа, бухта Гека, 12—13 м, скалы, камни.

Agarum clathratum	*P*	60	15.58
Hideophyllum yezoense	*R*	290	75.32
Neoptilota asplenioides	*R*	20	5.19
Neorhodomela larix	*R*	12	3.1
Odonthalia ochotensis	*R*	2	<1
Ptilota filicina	*R*	1	<1
Rhodophyta		325	84.4
Phaeophyta		60	15.6
Суммарная биомасса		385	100

Формация Neoptilota asplenioides, заливы Кроноцкий, Карагинский, Корфа, Олюторский, мыс Африка, 6—16 м, валуны, камни, гравий, песок, скалы.

29. Фитоценоз Neoptilota asplenioides, залив Корфа, бухта Гека, 15—16 м, скалы, камни, битая ракуша.

Agarum clathratum	*P*	305	6.02
Neoptilota asplenioides	*R*	4700	92.73
Odonthalia ochotensis	*R*	25	<1
Cirrulicarpus ruprechtianum	*R*	1	<1
Clathromorphum sp.	*R*	37.5	<1
Rhodophyta		4763.5	93.98
Phaeophyta		305	6.02
Суммарная биомасса		5068.5	100

30. Фитоценоз Neoptilota asplenioides, Кроноцкий залив, мыс бухты Ольги, 6 м, валуны с песком.

Neoptilota asplenioides	*R*	870	98.8
Clathromorphum sp.	*R*	10.5	1.2
Tokidadendron kurilense	*R*	+	
Суммарная биомасса		880.5	100

31. Фитоценоз Neoptilota asplenioides, мыс Африка, 11 м, песок, гравий.

Neoptilota asplenioides	*R*	61	73.41
Cirrulicarpus ruprechtianum	*R*	17.9	21.54
Agarum clathratum	*P*	4	4.8
Membranoptera beringiana	*R*	0.2	<1
Phycodrys riggii	*R*	+	
Rhodophyta		79.1	95.2
Phaeophyta		4	4.8
Суммарная биомасса		83.1	100

32. Фитоценоз Neoptilota asplenioides, о-в Карагинский, южнее мыса Промежуточного, 11—12 м, скалы.

Laminaria yezoensis	*P*	75.54	5.25
L. gurjanovae	*P*	4.75	<1
Neoptilota asplenioides	*R*	1040	72.22
Odonthalia ochotensis	*R*	284	19.72
Pantoneura juergensii	*R*	20	1.38

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Rhodymenia pertusa	*R*	8.6	<1
Turnerella mertensiana	*R*	3.4	<1
Yendonia crassifolia	*R*	1.3	<1
Cirrulicarpus ruprechtianum	*R*	1	<1
Opuntiella ornata	*R*	0.7	<1
Palmaria stenogona	*R*	0.6	<1
Rhodophyta		1359.6	94.42
Phaeophyta		80.29	5.58
Суммарная биомасса		1439.89	100

33. Фитоценоз Neoptilota asplenioides, о-в Карагинский, мыс Уру, 13—14 м, скалы.

Neoptilota asplenioides	*R*	65	69.22
Palmaria stenogona	*R*	22	23.42
Turnerella mertensiana	*R*	4.5	4.79
Odonthalia ochotensis	*R*	1	1.06
Membranoptera beringiana	*R*	0.2	<1
Pantoneura baerii	*R*	0.5	<1
Velatocarpus pustulosus	*R*	0.7	<1
Суммарная биомасса		93.9	100

34. Фитоценоз Neoptilota asplenioides, о-в Карагинский, мыс Уру, 14—15 м, скалы.

Laminaria gurjanovae	*P*	50	6.2
Neoptilota asplenioides	*R*	527.5	65.58
Hommersandia palmatifolia	*R*	97.5	12.12
Turnerella mertensiana	*R*	105	13.05
Callophyllis sp.	*R*	24.5	3.05
Rhodophyta		754.5	93.78
Phaeophyta		50	6.22
Суммарная биомасса		804.5	100

35. Фитоценоз Neoptilota asplenioides, о-в Карагинский, мыс Уру, 16—17 м, скалы.

Neoptilota asplenioides	*R*	400	94.85
Turnerella mertensiana	*R*	20	4.75
Fimbrifolium dichotomum subsp. *veprecula*	*R*	1.7	0.40
Суммарная биомасса		421.7	100

36. Фитоценоз Neoptilota asplenioides, Олюторский залив, бухта Южная Глубокая, северный мыс, 13 м, скалы, валуны.

Neoptilota asplenioides	*R*	514.1	55.45
Odonthalia ochotensis	*R*	118.1	12.74
Ptilota filicina	*R*	112.75	12.16
Clathromorphum sp.	*R*	70.5	7.6
Agarum clathratum	*P*	36.67	3.95
Laminaria bongardiana	*P*	36.67	3.95
Turnerella mertensiana	*R*	34.93	3.78
Velatocarpus pustulosus	*R*	+	
эпифиты:			
Hymenena ruthenica	*R*	3.42	<1
Phycodrys riggii	*R*	+	
Euthora cristata	*R*	+	
Membranoptera beringiana	*R*	+	

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Cirrulocarpus ruprechtianum	*R*	+	
Fimbrifolium dichotomum subsp. *veprecula*	*R*	+	
Rhodophyta		853.8	92.08
Phaeophyta		73.34	7.92
Суммарная биомасса		927.14	100

Формация Turnerella mertensiana+Hideophyllum yezoense—корковые известковые водоросли, заливы Кроноцкий, Корфа, Олюторский, мыс Африка, 7—30 (40) м, скалы, камни, галька с гравием.

37. Фитоценоз Turnerella mertensiana+Rhodymenia pertusa, Кроноцкий залив, бухта Ольги, 7—8 м, камни.

Turnerella mertensiana	*R*	400	34.9
Rhodymenia pertusa	*R*	450	39.27
Clathromorphum sp.	*R*	180	15.7
Odonthalia ochotensis	*R*	15	1.3
Porphyra sp.	*R*	7	<1
Alaria sp., проростки	*P*	33	2.89
Laminaria sp., проростки	*P*	61	5.32
Rhodophyta		1052	91.8
Phaeophyta		94	8.2
Суммарная биомасса		1146	100

38. Фитоценоз Turnerella mertensiana, мыс Африка, 18 м, отвесная скала.

Turnerella mertensiana	*R*	65	100

39. Фитоценоз Turnerella mertensiana, мыс Африка, 28 м, галька с гравием.

Turnerella mertensiana	*R*	95	100

40. Фитоценоз Hideophyllum yezoense+Turnerella mertensiana, залив Корфа, бухта Гека, 16 м, скалы, валуны.

Hideophyllum yezoense	*R*	101.5	64.85
Turnerella mertensiana	*R*	40	25.57
Clathromorphum sp.	*R*	15	9.58
Суммарная биомасса		156.5	100

41. Фитоценоз Turnerella mertensiana+Hideophyllum yezoense—корковые известковые водоросли, Олюторский залив, бухта Южная Глубокая, мыс, 23—25 м, скалы, валуны, камни.

Turnerella mertensiana	*R*	250.3	27.4
Hideophyllum yezoense	*R*	145	15.86
Hommersandia palmatifolia	*R*	10	1.09
Корковые известковые	*R*	508.67	55.65
Суммарная биомасса		913.97	100

42. Фитоценоз Hideophyllum yezoense+Turnerella mertensiana—корковые известковые, Карагинский залив, бухта Оссора, 35 м, ил с ракушей.

Hideophyllum yezoense	*R*	5.5	52.4
Turnerella mertensiana	*R*	3	28.6
Lithothamnion sp.	*R*	2	19
Суммарная биомасса		10.5	100

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %

Формация Bossiella cretacea—Clathromorphum sp. sp., заливы Кроноцкий, Карагинский, Олюторский, 18—28 (40) м, скалы, камни.

43. Фитоценоз Bossiella cretacea—Clathromorphum sp., Кроноцкий залив, бухта Моржовая, 18—20 м.

Bossiella cretacea	*R*	45	9
Clathromorphum sp.	*R*	452.25	91
Суммарная биомасса		497.25	100

44. Фитоценоз Clathromorphum loculosum, о-в Карагинский, мыс Уру, 18—20 м, скалы.

Clathromorphum loculosum	*R*	1200	96.45
Laminaria yezoensis	*P*	38	
Turnerella mertensiana	*R*	6	<1
Fimbrifolium dichotomum subsp. *veprecula*	*R*	0.1	<1
Rhodymenia pertusa	*R*	0.1	<1
Euthora cristata	*R*	+	<1
Velatocarpus pustulosus	*R*	+	<1
Rhodophyta		1206.2	96.94
Phaeophyta		38	3.06
Суммарная биомасса		1244.2	100

45. Фитоценоз Clathromorphum sp., о-в Карагинский, мыс Уру, 40 м.

Clathromorphum sp.	*R*	105	100

Формация Chordaria flagelliformis+Dictyosiphon foeniculaceus+Chorda filum+Eudesme virescens, залив Карагинский, 2—12 м, песок, камни, галька.

46. Фитоценоз Chordaria flagelliformis+Dictyosiphon foeniculaceus+Eudesme virescens, о-в Карагинский, бухта Ложных вестей, мыс Семенова, 4—9 м.

Chordaria flagelliformis	*P*	} 158.75	67.55
Dictyosiphon foeniculaceus	*P*		
Eudesme virescens	*P*	45.5	19.36
Chorda filum	*P*	29.5	12.55
Scytosiphon lomentaria	*P*	1	<1
Analipus japonicus	*P*	0.7	<1
Petalonia fascia	*P*	0.7	<1
Acrothrix pacifica	*P*	0.1	<1
Суммарная биомасса		236.25	100

47. Фитоценоз Chordaria flagelliformis, залив Карагинский, бухта Укинская, открытый берег, 2—3 м.

Chordaria flagelliformis	*P*	650	99.93
Halosaccion hydrophorum	*R*	0.42	<1
Суммарная биомасса		650.42	100

Формация Agarum clathratum, залив Карагинский, 9—15 м, валуны, камни, галька с заиленным песком, скалы.

48. Фитоценоз Agarum clathratum—известковые водоросли, бухта Оссора, южный входной мыс, 9 м.

Agarum clathratum	*P*	797.13	55.21
Clathromorphum sp.	*R*	345.17	23.91
Odonthalia dentata	*R*	169.8	11.76

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %
Dilsea socialis	*R*	102.07	7.07
Sphacelaria plumosa	*P*	12.07	<1
Bossiella cretacea	*R*	0.21	<1
Rhodomela sibirica	*R*	3.36	<1
Corallina pilulifera	*R*	3.34	<1
Pterosiphonia bipinnata	*R*	2.89	<1
Rhodomela tenuissima	*R*	7.33	<1
Ceramium kondoi	*R*	+	
Scagelia pylaisaei	*R*	+	
Rhodophyta		634.1	43.93
Phaeophyta		809.2	56.07
Суммарная биомасса		1443.37	100
49. Фитоценоз Agarum clathratum, бухта Оссора, южный входной мыс, 15 м.			
Agarum clathratum	*P*	3294.2	77.90
Odonthalia dentata	*R*	710	16.8
Clathromorphum sp.	*R*	210.5	4.75
Hideophyllum yezoense	*R*	19	<1
Neodilsea natashae	*R*	4	<1
Coccotylus truncatus	*R*	+	
Rhodomela sibirica	*R*	+	
Scagelia pylaisaei	*R*	+	
Rhodophyta		943.5	22.1
Phaeophyta		3294.2	77.9
Суммарная биомасса		4237.7	100
50. Фитоценоз Agarum clathratum+Laminaria yezoensis+L. gurjanovae, бухта Укинская, северо-западный мыс, 13 м, скалы с битой ракушей и песком.			
Agarum clathratum	*P*	821.24	52.54
Laminaria yezoensis	*P*	345	22.1
L. gurjanovae	*P*	320	20.47
Turnerella mertensiana	*R*	29	1.85
Neoptilota asplenioides	*R*	22.1	1.4
Chaetomorpha melagonium	*C*	16.5	1
Dilsea socialis, проростки	*R*	7.5	<1
Sphacelaria plumosa	*P*	0.76	<1
Euthora cristata, проростки	*R*	0.86	<1
Rhodymenia pertusa	*R*	+	
Rhodophyta		59.46	3.8
Phaeophyta		1487	95.14
Chlorophyta		16.5	1.06
Суммарная биомасса		1562.96	100
Формация Laminaria gurjanovae, Карагинский залив, 25—32 м, камни, галька, песок.			
51. Фитоценоз Laminaria gurjanovae, бухта Ложных Вестей, 25—28 м.			
Laminaria gurjanovae	*P*	1250	99.44
Rhodomela tenuissima	*R*	7	<1
Scagelia pylaisaei	*R*	+	
Суммарная биомасса		1257	100

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %

Формация Bossiella cretacea+Corallina pilulifera—Clathromorphum sp. sp., Карагинский залив, 3—6 м.

52. Фитоценоз Bossiella cretacea+Corallina pilulifera—Clathromorphum sp., бухта Оссора, южный входной мыс, 5—6 м.

Bossiella cretacea	*R*	79	41.15
Corallina pilulifera	*R*	41	21.35
Clathromorphum sp.	*R*	64.8	33.75
Polysiphonia urceolata	*R*	} 4	2.1
Scagelia pylaisaei	*R*		
Polysiphonia japonica	*R*	2.3	1.2
Sphacelaria plumosa	*P*	0.55	<1
Ectocarpus sp.	*P*	0.25	<1
Ptilota filicina	*R*	0.1	<1
Rhodophyta		191.2	99.58
Phaeophyta		0.8	0.42
Суммарная биомасса		192	100

Имеющиеся данные недостаточны, чтобы отнести нижеследующие фитоценозы к определенным формациям.

53. Фитоценоз Neorhodomela larix—Clathromorphum sp., Олюторский залив, бухта Южная Глубокая, 2.5 м.

Neorhodomela larix	*R*	224.5	34.72
Clathromorphum sp.	*R*	225	34.8
Pterosiphonia bipinnata	*R*	80	12.37
Scytosiphon lomentaria	*P*	70	10.82
Rhodomela tenuissima	*R*	20	3.1
Pilayella littoralis	*P*	11	1.7
Sphacelaria plumosa	*P*	11	1.7
Petalonia fascia	*P*	5	<1
Rhodophyta		549.5	85
Phaeophyta		97	15
Суммарная биомасса		646.5	100

54. Фитоценоз Halosaccion microsporum—Chaetomorpha melagonium, Кроноцкий залив, бухта Ольги, мыс, 3 м, камни с песком.

Halosaccion microsporum	*R*	500	62.5
Chaetomorpha melagonium	*C*	300	37.5
Суммарная биомасса		800	100

55. Фитоценоз Pterosiphonia bipinnata, Олюторский залив, бухта Южная Глубокая, 5 м, ил, крупный песок, галька.

Pterosiphonia bipinnata	*R*	93	79.7
Chordaria flagelliformis	*P*	23	19.7
Ulvaria splendens	*C*	0.7	0.6
Суммарная биомасса		116.7	

56. Фитоценоз Porphyra variegata+P. miniata+Ulva fenestrata, Камчатский залив, восточнее Усть-Камчатска, 2—3 м, валуны.

Porphyra variegata	*R*	} 156.5	54.45
P. miniata	*R*		
Ulva fenestrata	*C*	118.8	41.33
Chordaria flagelliformis	*P*	4.6	1.6

Виды	Группа	Биомасса, г/м^2	Содержание в суммарной биомассе, %
Petalonia fascia	*P*	5.4	1.87
Halosaccion microsporum	*R*	1.12	<1
Alaria sp., проростки	*P*	1	<1
Rhodophyta		157.62	54.84
Phaeophyta		11	3.82
Chlorophyta		118.8	41.34
Суммарная биомасса		287.42	100

57. Фитоценоз Rhodomela tenuissima+Chordaria flagelliformis, залив Карагинский, бухта Укинская, северо-западный мыс, 6 м.

Rhodomela tenuissima	*R*	57.5	72.4
Chordaria flagelliformis	*P*	20	25.20
Neorhodomela larix	*R*	1.75	2.2
Lithothamnion sp.	*R*	0.15	<1
Ceramium kondoi	*R*	+	
Rhodophyta		59.4	74.8
Phaeophyta		20	25.2
Суммарная биомасса		79.4	100

Формация Zostera marina, заливы Карагинский, Корфа, 1—2 м, заиленные песок, галька, камни.

58. Фитоценоз Zostera marina, залив Карагинский, бухта Укинская, 1—2 м, заиленные песок, галька.

Zostera marina	*A*	3713.34	98.7
Enteromorpha prolifera	*C*	46.7	1.25
Polysiphonia urceolata	*R*	1.87	0.05
Суммарная биомасса		3761.91	100

59. Фитоценоз Zostera marina, залив Корфа, кут бухты Гека, 1.2 м, заиленные песок, камни.

Zostera marina	*A*	5240	99.42
Neorhodomela larix	*R*	22	<1
Corallina pilulifera	*R*	4.8	<1
Bossiella cretacea	*R*	2.8	<1
Ulva fenestrata	*C*	0.96	<1
Rhodophyta		29.6	0.56
Chlorophyta		0.96	0.02
Angiospermae		5240	99.42
Суммарная биомасса		5270.56	100

ФИТОЦЕНОЗЫ СУБЛИТОРАЛИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ШЕЛЬФА О-ВА БЕРИНГА, КОМАНДОРСКИЕ О-ВА

1. Фитоценоз Thalassiophyllum clathrus, 8—10 м, скалы.

Thalassiophyllum clathrus	*P*	27	14.9
Codium ritteri	*C*	70	38.67
Clathromorphum sp.	*R*	58.5	32.32
Rhodymenia pertusa	*R*	9	5.97
Mikamiella ruprechtiana	*R*	5	2.76
Pterosiphonia hamata	*R*	7.5	4.1
P. bipinnata	*R*	2.13	1.17
Constantinea rosa-marina	*R*	1.5	<1
Kallymeniopsis lacera	*R*	0.18	<1

Виды	Группа	Биомасса, г/м²	Содержание в суммарной биомассе, %
Pleonosporium kobayashii	*R*	0.2	<1
Rhodophyta		84.01	46.4
Phaeophyta		27	14.9
Chlorophyta		70	38.7
Суммарная биомасса		181.01	100
2. Фитоценоз Alaria fistulosa, 8 м, скалы.			
Alaria fistulosa	*P*	8205	100
3. Фитоценоз Codium ritteri, 11.5 м, скалы.			
Codium ritteri	*C*	1250	90
Constantinea rosa-marina	*R*	107	7.7
Callophyllis sp.	*R*	21.9	1.58
Turnerella mertensiana	*R*	9.75	<1
Ulvaria splendens	*C*	0.25	<1
Rhodophyta		138.65	10
Chlorophyta		1250.25	90
Суммарная биомасса		1388.9	100
4. Фитоценоз Turnerella mertensiana+Hommersandia palmatifolia, 18—19 м, скалы.			
Turnerella mertensiana	*R*	200	62.8
Hommersandia palmatifolia	*R*	112.5	35.33
Constantinea rosa-marina	*R*	2.95	<1
Clathromorphum sp.	*R*	3.1	<1
Суммарная биомасса		318.55	100
5. Фитоценоз Agarum clathratum—Clathromorphum loculosum, 22.5 м, скалы.			
Agarum clathratum	*P*	118.34	38.7
Clathromorphum loculosum	*R*	150	49.1
Constantinea rosa-marina	*R*	17.34	5.66
Laminaria bongardiana	*P*	20	6.54
Rhodophyta		167.34	54.74
Phaeophyta		138.34	45.26
Суммарная биомасса		305.68	100
6. Фитоценоз Clathromorphum loculosum, 31 м, камни.			
Clathromorphum loculosum	*R*	724	99.72
Tokidadendron kurilense	*R*	2	0.28
Суммарная биомасса		726	100

близкими в морфологическом и экологическом отношениях видами (Быков, 1967). Ассоциации понимались как совокупности фитоценозов, тождественных по главному слою, одному из развитых второстепенных слоев и по набору характерных видов (Быков, 1967; Калугина-Гутник, 1975).

В приведенном списке (см. таблицу) авторы видов даны согласно работе Л. П. Перестенко (1994). Виды из качественных сборов указаны в видовом составе со знаком «+». Для некоторых фитоценозов, в том случае, когда виды в выборке нельзя было разделить, дана суммарная биомасса. Таксономическая группа в соответствующей графе дана сокращенно: *R* — *Rhodophyta*, *P* — *Phaeophyta*, *C* — *Chlorophyta*, *A* — *Angiospermae*. При содержании видов в суммарной биомассе менее 1 % точная цифра не указана.

В нижеследующих фитоценотических списках взаимоотношение между видами не рассматривается во избежание многочисленных повторов. Поэтому здесь мы даем краткую характеристику такого характерного явления фитобентоса, как эпифитизм.

В фитоценозах Камчатки определенное число видов растет эпифитно. Наиболее богата эпифлора фитоценозов в заливах Корфа и Олюторском. К югу она становится значительно беднее. В названных заливах в фитоценозах *Neoptilota asplenioides* на доминирующем виде поселяются *Phycodrys riggii*, *Hymenena ruthenica*, *Fimbrifolium dichotomum* subsp. *veprecula*, *Euthora cristata*, *Membranoptera beringiana*, *Cirrulicarpus ruprechtianum*, *Pterosiphonia bipinnata*. На *Odonthalia ochotensis* селятся *Phycodrys riggii*, *Euthora cristata*, *Fimbrifolium dichotomum* subsp. *veprecula*, *Hymenema ruthenica*, *Cirrulicarpus ruprechtianum*; на *Ptilota filicina* — *Membranoptera beringiana*, *Euthora cristata*, *Hymenema ruthenica*, *Phycodrys riggii*, *Cirrulicarpus ruprechtianum*; на *Rhodomela tenuissima* — *Euthora cristata*, *Hymenema ruthenica*, *Membranoptera beringiana*; на *Neorhodomela larix* — *Ceramium kondoi*, *Porphyra purpurea*. В защищенных местообитаниях залива Карагинского состав эпифитов другой. На *Sphacelaria plumosa* поселяются *Scagelia pylaisaei*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Odonthalia dentata*, *Ceramium kondoi*; на *Odonthalia dentata* — *Scagelia pylaisaei*; на *Chordaria flagelliformis* — *Polysiphonia japonica*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Saundersella simplex*; на *Rhodomela tenuissima* — *Ceramium kondoi*, *Scagelia pylaisaei*; на *Corallina pilulifera* — *Chordaria flagelliformis*. На мысе Африка: на *Thalassiophyllum clathrus* — *Turnerella mertensiana*, *Callophyllis* sp., *Ptilota filicina*; на *Turnerella mertensiana* — *Hymenema ruthenica*; на *Neorhodomela larix* — *Chaetomorpha tortuosa*. На восточном берегу о-ва Карагинского на *Neoptilota asplenioides* поселяются *Pantoneura baerii*, *Membranoptera beringiana*. В Кроноцком заливе на *Chordaria flagelliformis* и *Pterosiphonia bipinnata* селится *Scytosiphon lomentaria*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быков Б. А. Геоботаническая терминология. Алма-Ата, 1967. 167 с.

Голиков А. Н., Скарлато О. А. Гидробиологические исследования в заливе Посьет с применением водолазной техники // Исследования фауны морей. Т. 3(11). Фауна морей северо-западной части Тихого океана. 1965. С. 5—21.

Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. Киев, 1975. 246 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 330 с.

Перестенко Л. П. Фитоценозы литорали восточной Камчатки // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 16—22.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1978. 984 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 XII 1995

SUMMARY

65 sublittoral phytocoenoses were investigated using the materials of Kamtchatka Hydrobiological Expedition of the Zoological Institute in 1975. 82 algal species were collected, 5 of them are found on the Commander shelf only.

УДК 581.9(571.513) Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 12

© А. Л. Эбель, Н. А. Некратова

ФЛОРА ОКРЕСТНОСТЕЙ СЕЛА ЕФРЕМКИНО (КУЗНЕЦКИЙ АЛАТАУ, ХАКАСИЯ)

A. L. EBEL, N. A. NEKRATOVA. THE FLORA OF THE NEIGHBOURING TERRITORIES OF VILLAGE EFREMKINO (KUZNETSK ALATAU, KHAKASSIA)

Проведено изучение одной локальной флоры, расположенной на восточной окраине Кузнецкого Алатау. Всего выявлено 679 видов растений, из них 3 вида являются новыми для Хакасии, 52 вида приводятся впервые для Кузнецкого Алатау. На основе распространения 36 дифференциальных видов на территории обследованного района проведена флористическая граница Кузнецкого Алатау.

Данным сообщением мы продолжаем серию работ о флоре Кузнецкого Алатау, начатую публикацией о новых и редких видах (Некратова и др., 1988, 1989) и продолженную конспектом флоры (Некратова и др., 1993). В настоящей работе приведены результаты изучения одной локальной флоры (ЛФ) восточного макросклона Кузнецкого Алатау. Исследуемый район расположен в низкогорьях, вблизи границы Кузнецкого Алатау с Хакасско-Минусинской котловиной, в 30 км западнее пос. Шира (рис. 1). Территория района находится преимущественно в пределах лесного (подтаежного) и частично лесостепного поясов, на абсолютных высотах от 460 до 1000 м. Площадь района ЛФ — около 80 км². Вся территория нами разделена на 8 геоморфологических участков (рис. 2).

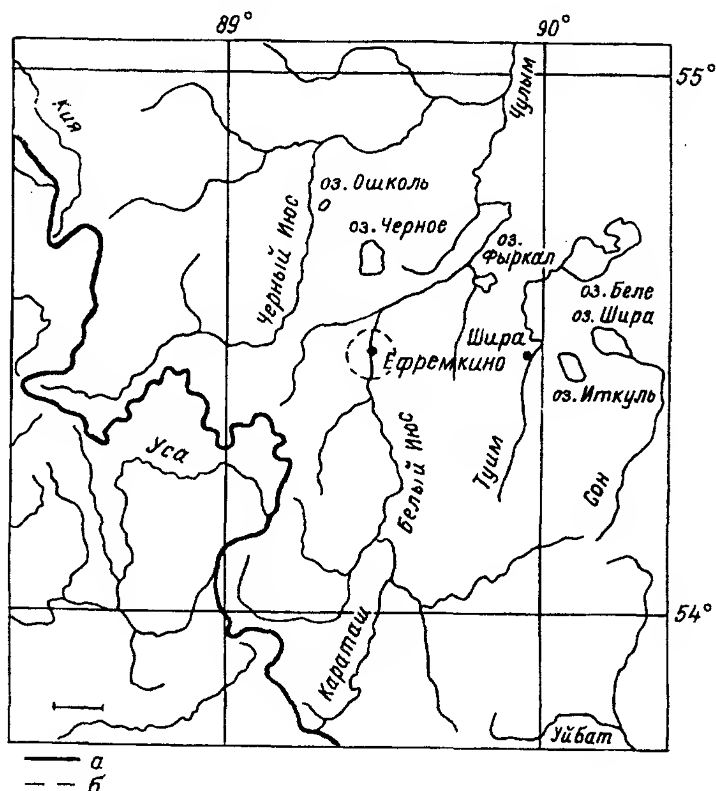


Рис. 1. Географическое положение района исследований.

а — главный водораздел Кузнецкого Алатау, *б* — граница территории ЛФ Ефремкино. Масштабная линейка — 10 км.

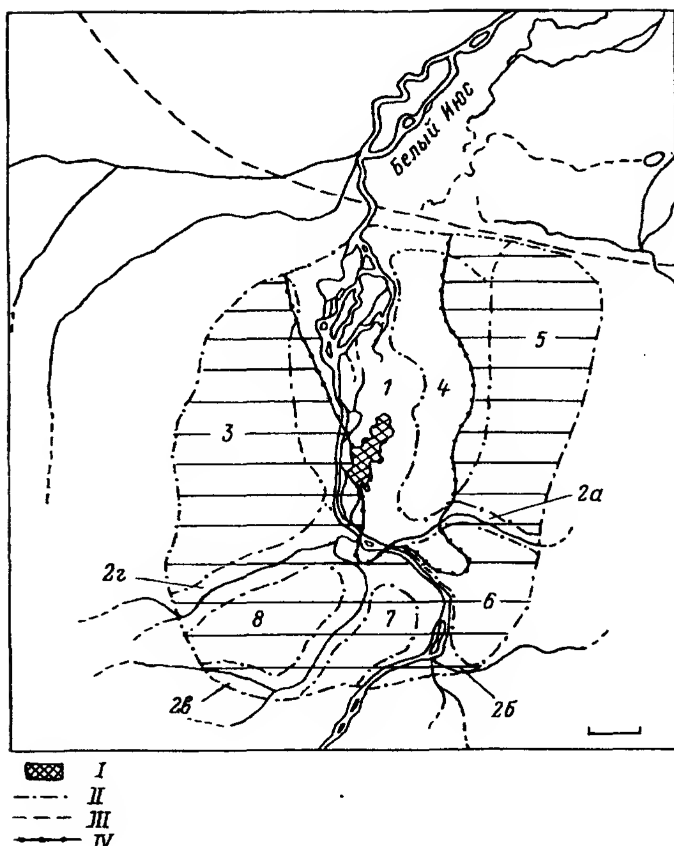


Рис. 2. Карта-схема района исследований.

1—8 — геоморфологические участки (см. объяснение в тексте). *I* — с. Ефремкино, *II* — границы геоморфологических участков, *III* — геоботаническая граница Кузнецкого Алатау (по А. В. Куминовой, Ю. М. Маскаеву, 1976), *IV* — флористическая граница между Кузнецким Алатау (заштрихован) и Минусинской котловиной. Масштабная линейка — 1 км.

1. Долина р. Белый Июс. В верхнем течении — довольно узкая, расширяется в местах впадения ручьев; в нижнем течении — более широкая, с хорошо выраженной поймой.

2. Долины ручьев (*а* — Смородинный, *б* — Безымянный, *в* — Сасмыкжул, *г* — Хурукжул).

3.«Левобережный».[1] Массив, наиболее крупный по размерам и по высоте. Сложен магматическими горными породами (гранит, диабаз).

4. «Ефремкинский». Гранитный массив, на юге и северо-западе пологим шлейфом спускается к долине реки. Несколько обособлена более высокая центральная часть, где также преобладают пологие склоны.

5. «Восточный». Сложен преимущественно гранитом; в южной части — известняки, в том числе доломитизированные, а также диабаз.

6. «Приречный». Прилегает непосредственно к реке, образуя крутые скалистые склоны. Основная часть сложена карбонатами (известняк и доломит), перемежающимися диабазом; в крайне западной части — мрамор. Развиты карстовые формы рельефа — ниши, гроты, пещеры, арки.

7. «Известковый». Сложен серым и доломитизированным известняком, в северной части — небольшой мраморный массив. В примыкающей к реке части — крутые скалистые склоны, развиты карстовые формы рельефа.

8. «Мраморный». Юго-восточная половина сложена в основном доломитом, на северо-востоке — крупный мраморный массив; остальная часть — из гранита.

Растительность водораздельных участков представлена в основном лиственничными (*Larix sibirica*) лесами, нередко со значительным участием березы (*Betula*

[1] Водораздельным участкам (*3—8*) даны условные названия.

pendula), реже — осины (*Populus tremula*). Наиболее распространены злаково-разнотравные (подтаежные либо остепненные) леса, реже (преимущественно на северных склонах) встречаются леса с покровом из высокотравья или таежного мелкотравья. Широко распространены различные варианты суходольных лугов. Преимущественно на южных склонах развита степная растительность — в основном луговые и гораздо реже настоящие степи. Нередки заросли кустарников (*Spiraea* sp., *Caragana* sp., *Rosa acicularis*, *Cotoneaster melanocarpa*).

К долинам реки и ее притоков приурочены долинные лиственничные леса, менее распространены еловые (*Picea obovata*), березовые (*Betula alba*) и тополевые (*Populus laurifolia*) леса. Развита кустарниковая растительность, имеющая характер зарослей из видов родов *Salix*, *Ribes*, а также *Padus avium*, *Swida alba* и др. Сравнительно небольшие площади занимают пойменные и долинные луга, встречаются фрагменты водной и болотной растительности.

Для исследованного района характерно наличие рудеральной и сегетальной растительности, а также агрофитоценозов.

Список видов составлен в основном по сборам А. Л. Эбеля, проведенным в 1991—1992 гг. Также был использован гербарий, собранный в 1987—1992 гг. сотрудниками лаборатории флоры и растительных ресурсов НИИ биологии и биофизики при Томском университете (Некратова Н. А., Некратов Н. Ф., Михайлова С. И.).

В приведенном ниже списке семейства расположены по системе А. Энглера. Названия видов семейств *Equisetaceae—Rosaceae* даны по «Флоре Сибири» (1987—1994), сем. *Gentianaceae* — по системе В. В. Зуева (1990), остальных семейств — по сводке С. К. Черепанова (1981).

Звездочкой (*) отмечены антропохорные виды. Новые для Кузнецкого Алатау виды отмечены крестиком (+). Распространение видов на территории флоры показано по участкам *1—8*.

Для всех видов приведена поясная приуроченность: I — растения лесного пояса, II — растения лесостепного пояса, III — растения, заходящие из степного пояса. Только для дифференциальных видов приведены сведения об их распространении на территории Кузнецкого Алатау и Минусинской котловины: **1А** — эндемик Кузнецкого Алатау и Западного Саяна, **1Б** — виды, распространенные в Кузнецком Алатау, но отсутствующие в Минусинской котловине или имеющие изолированные местонахождения в ее пределах, **2А** — эндемики Приенисейских или только Хакасских островных степей, **2Б** — степные виды, распространенные к востоку от Кузнецкого Алатау, **2В** — виды, распространенные в Хакасско-Минусинской котловине, но отсутствующие в Кузнецком Алатау или едва заходящие на его окраину.

На основе распространения дифференциальных видов проведена флористическая граница (в пределах исследуемой территории) между Кузнецким Алатау и Хакасско-Минусинской котловиной (рис. 2).

Equisetum arvense L.	*1—8*; I, II
E. fluviatile L.	*1, 2*; I, II
E. pratense Ehrh.	*1—3, 5, 7, 8*; I, II
Botrychium lunaria (L.) Sw.	*1*; I
Matteuccia struthiopteris (L.) Tod.	*1, 2*; I
Athyrium filix-femina (L.) Roth	*1, 2, 6, 8*; I
Cystopteris altajensis Gureeva	*4, 6*; I
C. fragilis (L.) Bernh.	*3, 4, 6*; I
C. montana (Lam.) Desv.	*4, 7*; I
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.	*3—7*; I, II
Gymnocarpium jessoense (Koidz.) Koidz.	*7, 8*; I
Asplenium ruta-muraria L.	*5, 8*; I, II
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn.	*3*; I
Polypodium virginianum L.	*3, 5*; I
Abies sibirica Ledeb.	*1, 2г, 8*; I; **1Б**
Larix sibirica Ledeb.	*1—8*; I, II
Picea obovata Ledeb.	*1, 2б—г*; I
Pinus sibirica Du Tour	*3, 4, 7, 8*; I; **1Б**
P. sylvestris L.	*1, 3*; I

Ephedra monosperma C. A. Mey.	*4—8*; I, II
Sparganium emersum Rehm.	*1*; II
+*Potamogeton berchtoldii* Fieb.	*1*; II; **2B**
+*P. lucens* L.	*1*; I, II; **2B**
P. pectinatus L.	*1*; II
P. perfoliatus L.	*1*; I, II
Triglochin palustre L.	*1*; II
Alisma plantago-aquatica L.	*1*; I, II
Achnatherum confusum (Litv.) Tzvelev	*3—8*; I, II
A. sibiricum (L.) Keng ex Tzvelev	*3—6*; I, II
Agropyron pectinatum (Bieb.) Beauv.	*6, 7*; III
Agrostis clavata Trin.	*1, 2*; I, II
A. gigantea Roth	*1, 2*; I, II
A. stolonifera L.	*1*; II; **2B**
A. vinealis Schreber	*1*; II
Alopecurus aequalis Sobol.	*1*; II
A. arundinaceus Poiret	*1*; II; **2B**
+*A. brachystachyus* Bieb.	*1*; II; **2Б**
A. pratensis L.	*1, 2*; I, II
**Avena fatua* L.	*1*; II
**A. sativa* L.	*1*; II
Avenula hookeri (Scribner) Holub subsp. *schelliana* (Hackel) Lomonosova	*3—8*; I, II
A. pubescens (Hudson) Dumort.	*1—8*; I, II
Beckmannia syzigachne (Steudel) Fern.	*1, 2a*; I, II
Brachypodium pinnatum (L.) Beauv.	*3*; I
Bromopsis austrosibirica Peschkova	*5, 8*; I
B. inermis (Leysser) Holub	*1—8*; I, II
B. sibirica (Drobov) Peschkova	*4, 5*; I
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	*3, 5—8*; I
+*C. canescens* (Web.) Roth	*1*; I
C. epigeios (L.) Roth	*3—5, 8*; I
C. langsdorffii (Link) Trin.	*1, 2*; I
C. neglecta (Ehrh.) Gaertner, Meyer et Scherber	*1*; I
C. obtusata Trin.	*1, 2г, 3*; I
C. purpurea (Trin.) Trin.	*1, 2a*; I
Dactylis glomerata L.	*1*; II
Deschampsia caespitosa (L.) Beauv.	*1, 2*; I, II
Elymus caninus (L.) L.	*1, 3, 8*; I, II
E. gmelinii (Ledeb.) Tzvelev	*3, 5*; I, II
+*E. ircutensis* Peschkova	*5*; I
E. komarovii (Nevski) Tzvelev	*2в, 3*; I
E. mutabilis (Drobov) Tzvelev	*1, 3, 8*; I, II
E. sibiricus L.	*1—8*; I, II
E. transbaicalensis (Nevski) Tzvelev	*1, 3*; II
Elytrigia geniculata (Trin.) Nevski	*3—8*; I, II
E. gmelinii (Trin.) Nevski	*5, 6*; III
E. lolioides (Kar. et Kir.) Nevski	*3, 5, 6*; III
E. repens (L.) Nevski	*1—8*; I, II
+*Festuca extremiorientalis* Ohvi	*1*; I
F. lenensis Drobov	*3—8*; I, II
F. pratensis Hudson	*1—3*; I, II
F. pseudosulcata Drobov	*3—8*; I, II
F. pseudovina Hackel ex Wiesb.	*3—8*; I, II
F. rubra L.	*1, 2*; I, II
F. sibirica Hackel ex Boiss.	*3—8*; III
F. valesiaca Gaudin	*3—8*; III
Glyceria triflora (Korsh.) Kom.	*1*; II
Helictotrichon altaicum Tzvelev	*3—8*; I, II
Hierochloë glabra Trin. subsp. *chakassica* Peschkova	*1*; II
H. sibirica (Tzvelev) Czer.	*1, 2в*; I, II
Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link	*1*; II
**H. distichon* L.	*1*; II
Koeleria cristata (L.) Pers.	*3—8*; I, II
K. delavignei Czern. ex Domin	*1*; II; **2B**
*+*Leymus ramosus* (Trin.) Tzvelev	*1, 4*; II
Melica altissima L.	*6*; I
M. transsilvanica Schur	*6*; I

Milium effusum L.	*2г, 8*; I; **1Б**
Phalaroides arundinacea (L.) Rausch.	*1*; I, II
Phleum phleoides (L.) Karsten	*1—8*; I, II
P. pratense L.	*1, 3—5*; I, II
Poa angustifolia L.	*1—5, 8*; I, II
P. argunensis Roshev.	*4, 5*; III
P. botryoides (Trin. ex Griseb.) Roshev.	*3—5*; III
P. nemoralis L.	*2г, 8*; I
P. pratensis L.	*1—3, 5—8*; I, II
P. sibirica Roshev.	*1—3, 6—8*; I, II
P. stepposa (Krylov) Roshev.	*3—8*; I, II
P. supina Schrader	*1—3*; I, II
P. trivialis L.	*1*; I
P. urssulensis Trin.	*3—5, 8*; I, II
**Puccinellia hauptiana* Krecz.	*1*; II
**Setaria viridis* (L.) Beauv.	*1—4*; I, II
Stipa baicalensis Roshev.	*6*; III
S. capillata L.	*3*; III
S. krylovii Roshev.	*3, 4*; III
S. pennata L.	*4, 8*; III
Trisetum sibiricum Rupr.	*3—8*; I
**Triticum aestivum* L.	*1*; II
Carex acuta L.	*1*; I, II
C. amellii Christ ex Scheutz	*1*; I, II
C. atherodes Sprengel	*1*; I
C. capillaris L.	*1*; I
C. caryophyllea Latour	*1*; I
C. cespitosa L.	*1—3*; I, II
C. coryophora Fischer et Meyer ex Kunth	*1*; I, II
C. curaica Kunth	*1, 2*; I, II
C. distiha Hudson	*1*; II
C. duriuscula C. A. Meyer	*3—8*; I, II
C. enervis C. A. Meyer	*1*; I, II
C. humilis Leysser	*6*; III
C. macroura Meinsh. s. str.	*1—8*; I, II
C. macroura subsp. *kirilovii* (Turcz.) Malyschev	*3—8*; I, II
C. media R. Br.	*2в, г, 3*; I
C. obtusata Liljeblad	*1*; II
C. pamirensis Clarke ex B. Fedtsch. subsp. *dichroa* (Freyn) Malyschev	*1*; II
C. panicea L.	*1*; II
C. pediformis C. A. Meyer	*3—8*; I, II
C. praecox Schreber	*1, 4*; II
C. rhynchophysa C. A. Meyer	*1*; II
C. supina Wahlenb.	*3—8*; I, II
C. tomentosa L.	*1*; II
Eleocharis palustris (L.) Roemer et Schultes	*1*; II
Eriophorum polystachion L.	*1*; II
Kobresia filifolia (Turcz.) Clarke	*4, 6*; III
Scirpus sylvaticus L.	*1*; I, II
Juncus alpinoarticulatus Chaix	*1*; I, II
J. bufonius L.	*1*; II
J. castaneus Smith	*1*; II; **1Б**
J. gerardii Loisel.	*1*; II
J. wedenskyi V. Krecz.	*1*; II
Lusula pallescens Sw.	*1*; I, II
L. rufescens Fischer ex E. Meyer	*1, 2*; I
Allium microdictyon Prokh.	*1*; I; **1Б**
A. obliquum L.	*1*; II
A. ramosum L.	*4, 6, 8*; I, II
A. rubens Schrader ex Willd.	*3, 6*; III
A. schoenoprasum L.	*1*; I, II
A. splendens Willd. ex Schultes et Schultes fil.	*3*; III
A. stellerianum Willd.	*6*; I
A. strictum Schrader	*3—8*; I, II
A. tuvinicum (Friesen) Friesen	*3—8*; III
A. vodopjanovae Friesen	*3—6*; III
Erythronium sibiricum (Fischer et Meyer) Krylov	*1, 2*; I

+*Gagea fedtschenkoana* Pascher	*1, 2a*; I, II
G. longiscapa Grossh.	*1, 2*; I, II
Hemerocallis minor Miller	*1, 4*; II
Lilium pilosiusculum (Freyn) Miscz.	*3—8*; I
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	*1—8*; I
Paris quadrifolia L.	*6—8*; I; **1Б**
Polygonatum humile Fischer ex Maxim.	*1, 3, 4*; I, II
P. odoratum (Miller) Druce	*1—8*; I, II
Veratrum lobelianum Bernh.	*1, 2*; I
V. nigrum L.	*1—8*; I, II
Zigadenus sibiricus (L.) A. Gray	*4—8*; I, II
Iris biglumis Vahl	*1, 4*; III; **2Б**
I. humilis Georgi	*4—6,8*; I, II
I. ruthenica Ker-Gawler	*1—8*; I, II
Corallorhiza trifida Chatel.	*1*; I
Cypripedium calceolus L.	*5, 7, 8*; I
C. guttatum Sw.	*3, 5—8*; I
C. macranthon Sw.	*3, 5—8*; I
Dactylorhiza baltica (Klinge) Orlova	*1*; II
D. cruenta (O. F. Mueller) Soó	*1*; I, II
D. incarnata (L.) Soó	*1*; II
Goodiera repens (L.) R. Br.	*6, 8*; I; **1Б**
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.	*1, 7*; I
Herminium monorchis (L.) R. Br.	*1*; I, II
Malaxis monophyllos (L.) Sw.	*6, 7*; I
Neottianthe cucullata (L.) Schlechter	*3—8*; I, II
Orchis militaris L.	*8*; I
Populus laurifolia Ledeb.	*1*; II
P. tremula L.	*3—8*; I
Salix bebbiana Sarg.	*1—8*; I, II
S. caprea L.	*1, 6, 8*; I
S. dasyclados Wimmer	*1*; I, II
S. kochiana Trautv.	*1, 2в*; I, II
S. pentandra L.	*1*; I, II
S. pyrolifolia Ledeb.	*1*; I, II
S. rorida Laksch.	*1*; I, II
S. taraikensis Kimura	*2в,г, 3, 7, 8*; I
S. triandra L.	*1*; I, II
S. viminalis L.	*1*; I, II
Betula alba L.	*1, 2, 6, 8*; I
B. pendula Roth	*1—8*; I, II
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pousar	*1*; I; **1Б**
**Cannabis sativa* L.	*1, 2, 4*; I, II
Parietaria micrantha Ledeb.	*5, 7*; I
**Urtica cannabina* L.	*1, 4, 6, 7*; I, II
U. dioica L.	*1—4, 6*; I, II
**U. urens* L.	*1, 4*; II
Thesium refractum C. A. Meyer	*3—8*; I, II
T. repens Ledeb.	*1—8*; I, II
Aconogonon alpinum (All.) Schur	*1, 3—8*; I, II
Atraphaxis pungens (Bieb.) Jaub. et Spach.	*4*; II; **2В**
Bistorta major S. F. Gray	*1, 2, 6, 8*; I, II
B. vivipara (L.) S. F. Gray	*1, 2, 6, 8*; I, II
**Fagopyrum esculentum* Moench	*1, 4*; II
**Fallopia convolvulus* (L.) A. Löve	*1, 4*; II
Persicaria amphibia (L.) S. F. Gray	*1*; II
P. hydropiper (L.) Spach	*1*; II
P. lapathifolia (L.) S. F. Gray	*1—3*; I, II
P. scabra (Moench) Mold.	*1*; II
**Polygonum aviculare* L.	*1—4*; I, II
**Rumex acetosella* L.	*1, 4*; II
R. aquaticus L.	*1, 2*; I, II
R. thyrsiflorus Fingerh.	*1—8*; I, II
**Atriplex patens* (Litv.) Iljin	*1*; III
**Axyris amaranthoides* L.	*1, 4*; II
**A. hybrida* L.	*1, 4*; III
**Chenopodium album* L.	*1, 2a, в, г, 4*; I, II

**Chenopodium aristatum* L.	*1, 4*; II
**C. glaucum* L.	*1*; II
**C. hybridum* L.	*1*; II
**C. strictum* Roth	*1, 4*; III
**Salsola collina* Pallas	*1, 4*; III
**Amaranthus retroflexus* L.	*1, 4*; II
Cerastium arvense L.	*1, 3, 4, 6, 8*; I, II
C. davuricum Fischer ex Sprengel	*2a, 6*; I
C. holosteoides Fries	*1—5*; I, II
C. pauciflorum Steven ex Ser.	*3—8*; I
Dianthus superbus L.	*3—8*; I
D. versicolor Fischer ex Link.	*3, 4, 6, 8*; I, II
Elisanthe viscosa (L.) Rupr. subsp. *quadriloba* (Turcz.) Zuev	*5*; III
Gypsophila altissima L.	*5—8*; I, II
G. patrinii Ser.	*4, 6, 7*; II
Lychnis sibirica L.	*4, 6, 8*; I, II
**Melandrium album* (Miller) Garcke	*1, 3, 4*; II
Minuartia verna (L.) Hiern	*3—8*; I, II
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	*1, 2*; I, II
Oberna behen (L.) Ikonn.	*2, 5, 8*; I
Otites jenissensis Klokov	*3, 4*; II
Silene jenisseensis Willd.	*3—8*; I, II
S. repens Patrin	*1—5*; I, II
Stellaria bungeana Fenzl s. str.	*3—8*; I
+*S. bungeana* subsp. *glandulifera* (N. Zolot.) N. Vlassova	*1*; II
S. cherleriae (Fischer ex Ser.) F. Williams	*3—8*; I, II
S. crassifolia Ehrh.	*1*; II
S. graminea L.	*1, 2*; I, II
S. longifolia Muehl. ex Willd.	*1*; II
**S. media* (L.) Villars	*1, 4*; II
S. palustris Retz.	*1*; II
Paeonia anomala L.	*2—8*; I
Aconitum baicalense Turcz. ex Rapaics	*2г*; I
A. barbatum Pers.	*2—8*; I, II
A. septentrionale Koelle	*1—8*; I, II
A. volubile Pallas ex Koelle	*1, 2, 6*; I, II
Adonis apennina L.	*1, 3—8*; I, II
Anemonastrum crinitum (Juz.) Holub	*3, 5*; I
Anemone sylvestris L.	*1, 4, 5, 8*; I, II
Anemonoides jenisseensis (Korsh.) Holub	*3—8*; I
Aquilegia sibirica Lam.	*3, 5—8*; I
Atragene speciosa Weinm.	*1—8*; I, II
+*Batrachium divaricatum* (Schrank) Schur	*1*; II
Caltha palustris L.	*1—3*; I, II
Cimicifuga foetida L.	*3—8*; I
Delphinium elatum L.	*1—8*; I, II
D. grandiflorum L.	*3, 4, 8*; I, II
Halerpestes sarmentosa (Adam) Kom.	*1*; II
**Leptopyrum fumarioides* (L.) Reichenb.	*1, 4*; II
Pulsatilla flavescens (Zucc.) Juz.	*6*; I
P. multifida (G. Pritzel) Juz.	*3—6, 8*; I, II
P. tenuiloba (Turcz.) Juz.	*6*; III
P. turczaninovii Krylov et Serg.	*4—6*; II
Ranunculus borealis Trautv.	*1, 2, 8*; I
R. krylovii Ovcz.	*2a*; I; **1Б**
R. longicaulis C. A. Meyer	*1*; II
R. monophyllos Ovcz.	*1, 2*; I, II
R. polyanthemos L.	*4, 5, 7*; I, II
R. propinquus C. A. Meyer	*1, 2*; I, II
R. radicans C. A. Meyer	*1*; II
R. repens L.	*1, 2*; I, II
R. sceleratus L.	*1*; II
R. submarginatus Ovcz.	*1, 7*; II
Thalictrum foetidum L. s. str.	*3—8*; I, II
T. foetidum subsp. *acutilobum* (DC.) Friesen	*3, 4*; II
T. minus L. s. str.	*1—8*; I, II
+*T. minus* subsp. *kemense* (Fries) Mela et Cajander	*2a*; I

Thalictrum petaloideum L.	*3—6*; I, II
T. simplex L.	*1*; II
Trollius asiaticus L.	*1—8*; I, II
Chelidonium majus L.	*1, 2, 4, 5, 8*; I, II
Corydalis bracteata (Stephan) Pers.	*2, 3, 5—8*; I
C. capnoides (L.) Pers.	*5*; I
C. solida (L.) Clairv. subsp. *subremota* (M. Popov) Peschkova	*2a*; I
Alyssum lenense Adams	*3—8*; I, II
A. obovatum (C. A. Meyer) Turcz.	*3—8*; I, II
Arabis pendula L.	*1, 2, 4*; I, II
A. sagittata (Bertol.) DC.	*1, 3, 8*; I, II
+*Armoracia sisymbrioides* (DC.) Cajander	*1*; II
Barbarea stricta Andrz.	*1*; II
**Berteroa incana* (L.) DC.	*1, 4*; II
**Brassica campestris* L.	*1*; II
**B. juncea* (L.) Czern.	*1, 4*; II
**Camelina microcarpa* Andrz.	*1, 4*; II
*+*C. sativa* (L.) Crantz	*1, 4*; II
**Capsella bursa-pastoris* (L.) Medikus	*1, 2a, в, г, 3, 4*; I, II
Cardamine macrophylla Willd.	*1, 2г*; I
C. pratensis L.	*1*; I, II
*+*Chorispora sibirica* (L.) DC.	*1, 4*; II
Clausia aprica (Stephan) Korn.-Tr.	*3—5, 8*; I, II
**Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl	*1, 3, 4*; I, II
*+*Dontostemon micranthus* C. A. Meyer	*1, 4*; II
Draba cana Rydb.	*1, 5, 7, 8*; I, II
D. nemorosa L.	*1, 2, 4, 5*; I, II
+*D. parvisiliquosa* Tolm.	*5, 6, 7*; I
Erysimum cheiranthoides L.	*1, 2*; I, II
+*E. flavum* (Georgi) Bobrov subsp. *altaicum* (C. A. Meyer) Polozhij	*5—7*; I, II
Hesperis sibirica L.	*1—8*; I, II
Isatis costata C. A. Meyer	*2a, 5, 7*; I
*+*Lepidium densiflorum* Schrader	*1, 4*; II
*+*L. latifolium* L.	*7*; III
**L. ruderale* L.	*1, 3, 4*; I, II
**Neslia paniculata* (L.) Desv.	*1, 4*; II
Rorippa palustris (L.) Besser	*1*; I, II
+*Sisymbrium heteromallum* C. A. Meyer	*6*; III; **2B**
Stevenia cheiranthoides DC.	*3—8*; I, II
**Thlaspi arvense* L.	*1, 2a*; I, II
T. cochleariforme DC.	*4—8*; I, II
Orostachys spinosa (L.) C. A. Meyer	*3—8*; I, II
Sedum aizoon L.	*1, 3—8*; I, II
S. hybridum L.	*1, 2a, 3—8*; I, II
S. telephium L.	*1*; I, II
Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *sibiricum* (Ser. ex DC.) Hultén	*1, 2*; I
Saxifraga cernua L.	*5, 6*; I; **1Б**
S. sibirica L.	*3*; I
Parnassia palustris L.	*1*; I, II
Grossularia acicularis (Smith) Spach	*3, 4, 7, 8*; I, II
Ribes spicatum Robson	*1, 2, 3, 6*; I, II
R. nigrum L.	*1, 2*; I
Alchemilla monticola Opiz	*1, 2*; I
A. orbicans Juz.	*1—8*; I, II
A. rigescens Juz.	*1, 2, 5*; I, II
Agrimonia pilosa Ledeb.	*1—8*; I, II
Chamaerhodos erecta (L.) Bunge	*1, 3, 4*; II
Coluria geoides (Pallas) Ledeb.	*4—6, 8*; I, II
Comarum palustre L.	*1*; II
Cotoneaster melanocarpus Fischer ex Blytt	*1—8*; I, II
C. uniflorus Bunge	*3—5, 8*; I, II
Crataegus sanguinea Pallas	*1—8*; I, II
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	*1—3, 8*; I, II
Fragaria vesca L.	*1, 5, 7, 8*; I
F. viridis Duch.	*3—6, 8*; I, II
Geum aleppicum Jacq.	*1—6*; I, II
Padus avium Miller	*1, 2, 4, 6*; I, II

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	1—8; I, II
+*Potentilla acaulis* L.	3—6, 8; I, II
P. anserina L.	1—6; I, II
P. arenosa (Turcz.) Juz.	5, 6, 8; I, II
P. bifurca L.	1, 2a, 3, 5; I, II
P. chrysantha Trev.	1—8; I, II
P. elegantissima Polozhij	6; I
P. evestita Th. Wolf	3—6, 8; I, II
P. flagellaris Willd. ex Schlecht.	1, 4, 8; I, II
P. fragarioides L.	1, 3, 7, 8; I
P. longifolia Willd. ex Schlecht.	4—8; I, II
P. multifida L.	1, 4, 5; I, II
P. nivea L.	6; I
**P. nudicaulis* Willd. ex Schlecht.	1; II
P. paradoxa Nutt ex Torrey et Gray	1; II
P. sericea L.	4—8; I, II
P. tanacetifolia Willd. ex Schlecht.	4—6, 8; I, II
P. tergemina Sójak	1, 3, 4; II
Rosa acicularis Lindley	1—8; I, II
R. majalis Herrm.	1—4, 6; I, II
Rubus idaeus L.	1, 2; I, II
R. sachalinensis Levl.	1—8; I, II
R. saxatilis L.	1—8; I, II
Sanguisorba officinalis L.	1—8; I, II
Sorbus sibirica Hedl.	1, 8; I; **1Б**
Spiraea chamaedryfolia L.	1—8; I, II
S. media Franz Schmidt	1—8; I, II
Astragalus adsurgens Pallas	3—6; II
A. danicus Retz.	1—8; I, II
+*A. dasyglottis* Fischer	4; III
+*A. multicaulis* Ledeb.	6; III; **2B**
A. vaginatus Pallas	6; III
Caragana arborescens Lam.	1—8; I, II
C. pygmaea (L.) DC.	4; II
Hedysarum gmelinii Ledeb.	3—8; I, II
H. neglectum Ledeb.	4—8; I, II
+*H. setigerum* Turcz. ex Fischer et Meyer	4, 6; II; **2B**
H. turczaninovii Peschkova	4, 6, 8; I, II
Lathyrus gmelinii Fritsch	2—8; I
L. humilis (Ser.) Sprengel	3—5, 7, 8; I, II
L. palustris L.	1; II
L. pisiformis L.	2, 3, 5—8; I
L. pratensis L.	1—3, 5, 6; I, II
L. vernus (L.) Bernh.	3—8; I
Medicago falcata L.	1—4; I, II
*+*M. sativa* L.	1; II
Melilotus albus Medicus	1, 3, 4; II
+*M. suaveolens* Ledeb.	1, 3, 4; II
Melissitus platycarpos (L.) Golosk.	1—3, 5; I, II
Onobrychis arenaria (Kit.) DC.	1, 3—6, 8; I, II
+*Oxytropis argentata* (Pallas) Pers.	4; II
O. campanulata Vass.	1, 3—8; I, II
+*O. muricata* (Pallas) DC.	4, 6; III; **2B**
O. nuda Basil.	4—6; II; **2A**
O. pilosa (L.) DC.	4, 5; II
O. setosa (Pallas) DC.	4; II
O. strobilacea Bunge	1, 3—8; I, II
Thermopsis lanceolata R. Br.	4; II; **2B**
Trifolium lupinaster L.	1—8; I, II
T. pratense L.	1—3, 5; I, II
T. repens L.	1—5; I, II
Vicia amoena Fischer	2—8; I, II
V. cracca L.	1—8; I, II
V. megalotropis Ledeb.	3, 6; I
V. multicaulis Ledeb.	3, 4, 6—8; I, II
V. sepium L.	1—8; I, II
V. unijuga A. Br.	1—8; I, II

**Erodium cicutarium* (L.) L'Her	*1, 3, 4*; II
E. tataricum Willd.	*4*; II; 2*A*
Geranium albiflorum Ledeb.	*2г, 5*; I; **1Б**
G. bifolium Patrin.	*3, 6*; I
G. pratense L.	*1—6, 8*; I, II
G. pseudosibiricum J. Mayer	*3—8*; I, II
**G. sibiricum* L.	*1—5*; I, II
+*Linum perenne* L.	*4, 5*; II
Polygala comosa Schkuhr.	*3—8*; I, II
P. sibirica L.	*3, 8*; I, II
P. tenuifolia Willd.	*3—5*; II
Euphorbia discolor Ledeb.	*1—8*; I, II
E. pilosa L.	*1—3, 5—8*; I
+*E. subcordata* C. A. Meyer	*3—6*; II
Callitriche verna L.	*1*; II
Impatiens noli-tangere L.	*1, 2*; I
**Malva mohileviensis* Downar.	*1, 4*; II
Hypericum ascyron L.	*1*; II
H. attenuatum Choisy	*3, 4, 6, 8*; I, II
H. perforatum L.	*3*; II
Viola biflora L.	*1*; I; **1Б**
+*V. dissecta* Ledeb.	*3, 4, 6, 8*; I, II
V. mauritii Tepl.	*1*; II
V. mirabilis L.	*7, 8*; I
V. rupestris F. W. Schmidt	*3—8*; I, II
V. uniflora L.	*3—8*; I
+*Hippophaë rhamnoides* L.	*1*; II
Chamerion angustifolium (L.) Holub	*1—8*; I, II
Circaea alpina L.	*1, 7*; I
Epilobium palustre L.	*1, 2*; I, II
+*E. roseum* Schreb.	*1, 3*; II
+*Myriophyllum verticillatum* L.	*1*; II
Hippuris vulgaris L.	*1*; II
Angelica decurrens (Ledeb.) B. Fedtsch.	*1, 2*; I, II
A. sylvestris L.	*1—8*; I
Aulacospermum anomalum (Ledeb.) Ledeb.	*3, 6, 8*; I
+*Bupleurum bicaule* Helm.	*3, 4*; III; **2В**
B. aureum Fisch.	*8*; I
B. multinerve DC.	*1—8*; I, II
B. scorzonerifolium Willd.	*1, 3—6*, II
Carum carvi L.	*1—8*; I, II
+*Cnidium davuricum* (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et Mey.	*1*; II; **2Б**
C. dubium (Schkuhr.) Thell.	*1*; I, II
Conioselinum tataricum Hoffm.	*1—3, 5—8*; I
+*C. univittatum* Turcz. ex Kar. et Kir.	*1*; I, II
Heracleum dissectum Ledeb.	*1—8*; I, II
Peucedanum baicalense (Redow.) Koch	*3—5, 8*; I, II
P. salinum Pallas ex Sprengel	*1*; II
P. vaginatum Ledeb.	*1, 3, 4, 6*; II
Phlojodicarpus popovii Sipl.	*3—6, 8*; I, II
Pleurospermum uralense Hoffm.	*1—8*; I, II
Seseli libanotis (L.) Koch	*1, 3—8*; I, II
+*Sium suave* Walt.	*1*; II; **2Б**
**Sphallerocarpus gracilis* (Bess. ex Trev.) K.-Pol.	*1, 4*; II
Swida alba (L.) Opiz	*1*; I, II
Orthilia secunda (L.) House	*6—8*; I
Pyrola incarnata (DC.) Freyn	*1, 3, 6, 8*; I
P. rotundifolia L.	*6—8*; I
Vaccinium vitis-idaea L.	*3, 6, 8*; I
Androsace dasyphylla Bunge	*3—8*; I, II
A. filiformis Retz.	*1*; II
+*A. gmelinii* (Gaertn.) Roem et Schult.	*1*; I, II
+*A. incana* Lam.	*6*; III
A. lactiflora Pallas	*3—6, 8*; I, II
**A. maxima* L.	*1, 3, 4*; II
A. septentrionalis L.	*1—8*; I, II
Lysimachia vulgaris L.	*1*; I, II

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	*1*; II
Primula cortusoides L.	*1—8*; I, II
P. farinosa L.	*1*; II
P. macrocalyx Bunge	*1—8*; I, II
P. nutans Georgi	*1*; II
Goniolimon speciosum (L.) Boiss.	*3—6, 8*; I, II
Anagallidium dichotomum (L.) Griseb.	*1, 4*; II
Calathiana uniflora (Georgi) Holub	*3*; I
Ciminalis aquatica (L.) Zuev	*1, 2*; I, II
C. pseudoaquatica (Kusn.) Zuev	*1, 2*; I, II
C. squarrosa (Ledeb.) Zuev	*3, 4*; II
Dasystephana decumbens (L. fil.) Zuev	*3—6, 8*; I, II
D. macrophylla (Pallas) Zuev	*1—3, 5*; I, II
Gentianella amarella (L.) Boern.	*1—8*; I, II
Gentianopsis barbata (Froel.) Ma	*1—5, 8*; I, II
Halenia corniculata (L.) Cornaz	*1—3, 5*; I, II
**Convolvulus fischeranus* V. Petr.	*1, 3*; II
Cuscuta europea L.	*1—4*; I, II
+*C. lupuliformis* Krock.	*1, 6*; I, II
Phlox sibirica L.	*4, 6, 8*; I, II
Polemonium caeruleum L.	*1—8*; I
**Asperugo procumbens* L.	*1*; II
**Buglossoides arvensis* (L.) Johnst.	*1, 3, 4*; II
Eritrichium jenisseense Turcz. ex A. DC.	*4, 6, 8*; II; **2A**
E. pectinatum (Pallas) DC	*3—8*; I, II
+*Hackelia thymifolia* (DC.) Johnst.	*3*; I
**Lappula anisacantha* (Turcz. ex Bunge) Guerke	*1*; II
**L. consanguinea* (Fisch. et Mey.) Guerke	*1—4*; I, II
**L. squarrosa* (Retz) Dumort.	*1—4*; I, II
**Lithospermum officinale* L.	*1—4*; I, II
Myosotis imitata Serg.	*1, 3—8*; I, II
M. palustris (L.) L.	*1, 2*; I, II
M. suaveolens Waldst. et Kit.	*3—8*; I, II
*+*Nonea rossica* Stev.	*7*; III
Onosma simplicissima L.	*7*; III
Pulmonaria dacica Simonk.	*1—8*; I, II
*+*Amethystea caerulea* L.	*1, 4*; II
Dracocephalum nutans L.	*1—8*; I, II
D. peregrinum L.	*4, 6*; II
D. ruyschiana L.	*3, 4, 8*; I, II
**Galeopsis bifida* Boenn.	*1—4*; I, II
Glechoma hederacea L.	*1, 2*; I, II
Lamium album L.	*1—8*; I, II
**Leonurus tataricus* L.	*1, 3, 4*; II
Mentha arvensis L.	*1, 2*; I, II
**Nepeta sibirica* L.	*1, 4*; II
Origanum vulgare L.	*3, 8*; I
Phlomis tuberosa L.	*1—8*; I, II
Schizonepeta multifida (L.) Briq.	*1, 3—8*; I, II
Scutellaria galericulata L.	*1*; II
S. scordiifolia Fisch. ex Schrank	*1, 3, 4*; II
Stachys palustris L.	*1*; I, II
Thymus minussinensis Serg.	*3—8*; I, II
T. mongolicus (Ronn.) Ronn.	*3—8*; I, II
Ziziphora clinopodioides Lam.	*5—7*; I, II
**Hyosciamus niger* L.	*1, 4*; II
Castillea pallida (L.) Spreng.	*6—8*; I
Euphrasia brevipila Burn. et Gremli	*1, 2, 5*; I, II
E. hirtella Jord. ex Reut.	*1—6*; I, II
Linaria acutiloba Fisch. ex Reichenb.	*1—6*; I, II
**L. vulgaris* Mill.	*1—4*; I, II
Odontites vulgaris Moench	*1—3*; I, II
Pedicularis elata Willd.	*4—6, 8*; I
P. incarnata L.	*3, 5*; I
P. karoi Freyn	*1*; II
P. resupinata L.	*1—8*; I
P. sibirica Vved.	*1, 3—8*; I, II

Pedicularis uliginosa Bunge	*1*; II
Rhinanthus vernalis (N. Zing.) Schischk. et Serg.	*1*, *2*, *5*; I, II
Scrophularia multicaulis Turcz.	*4*, *6*; II; **2A**
Veronica anagallis-aquatica L.	*1*, *3*; II
V. incana L.	*1*, *3—8*; I, II
V. krylovii Schischk.	*1*, *3—8*; I, II
V. longifolia L.	*1—3*, *5*, *6*; I, II
+*V. pinnata* L.	*3*, *4*, *6*; II
Orobanche coerulescens Steph.	*4*; II
+*O. krylovii* G. Beck	*5*; I
Plantago depressa Schlecht.	*1—5*; I, II
P. major L.	*1—8*; I, II
P. media L.	*1*, *3*, *4*; II
Cruciata krylovii (Iljin) Pobed.	*1*, *3*, *6—8*; I
*+*Galium aparine* L.	*1*; II
G. boreale L.	*1—8*; I, II
+*G. ruprechtii* Pobed.	*1*; II
G. uliginosum L.	*1*, *2a*; I, II
G. verum L.	*1—8*; I, II
Linnaea borealis L.	*7*, *8*; I
Lonicera altaica Pallas ex DC.	*3*; I
L. pallasii Ledeb.	*1*; II
Sambucus sibirica Nakai	*2г*; I
Adoxa moschatellina L.	*1—8*; I, II
Patrinia rupestris (Pallas) Dufr.	*4—6*; II
P. sibirica (L.) Juss.	*4—8*; I, II
+*Valeriana alternifolia* Ledeb.	*2в*, *3*; I
V. rossica P. Smirn.	*1—6*, *8*; I, II
V. transjenisseensis Kreyer	*1*, *2в*; I, II
Scabiosa ochroleuca L.	*1*, *2a*, *3—8*; I, II
Adenophora coronopifolia Fisch.	*3—8*; I, II
A. golubinzevaeana Reverd.	*2a*; I; **1A**
A. lamarckii Fisch.	*4*; I
A. liliifolia (L.) A. DC.	*3—8*; I
A. stenanthina (Ledeb.) Kitag.	*3—6*; I, II
A. tricuspidata (Fisch. ex Schult.) A. DC.	*6*; I
Campanula glomerata L.	*1—8*; I, II
C. langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et Mey.	*7*; I
C. rotundifolia L.	*1*, *5—8*; I, II
C. sibirica L.	*1—8*; I, II
Achillea cartilaginea Ledeb.	*1*; II
A. impatiens L.	*1*, *2*, *6*, *8*; I, II
A. millefolium L.	*1—8*, I, II
+*A. mongolica* Fisch. ex Spreng.	*1*; II; **2Б**
Achyrophorus maculatus (L.) Scop.	*1*, *2*, *4*, *6*; I, II
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	*3*; I
**Arctium tomentosum* Mill.	*1*; II
Arctogeron gramineum (L.) DC.	*4*; II; **2Б**
Artemisia commutata Bess.	*3—8*; I, II
A. dracunculus L.	*1*; II
A. frigida Willd.	*3—8*; I, II
A. glauca Pallas ex Willd.	*3*, *4*, *8*; I, II
A. gmelinii Web. ex Stechm.	*3—8*; I, II
A. integrifolia L.	*1*, *2*, *6*; I, II
A. laciniata Willd.	*1*, *4*, *6*; II
A. santolinifolia Turcz. ex Bess.	*4*; II
*+*A. scoparia* Waldst. et Kit.	*1*, *4*; II
A. sericea Web. ex Stechm.	*3—8*; I, II
**A. sieversiana* Willd.	*1*, *4*; II
A. tanacetifolia L.	*3—8*; I, II
**A. vulgaris* L.	*1—4*; I, II
Aster alpinus L.	*1*, *3—8*; I, II
Bidens tripartita L.	*1*; II
Cacalia hastata L.	*1—8*; I, II
**Carduus crispus* L.	*1—4*; I, II
*+*Chamomilla recutita* (L.) Rauschert	*1*; II
**C. suaveolens* (Pursch) Rydb.	*1*, *4*; II

Cirsium esculentum (Siev.) C. A. Meyer	*1*; II
C. serratuloides (L.) Hill	*3, 5—8*; I
**C. setosum* (Willd.) Bess.	*1—4*; I, II
Crepis lyrata (L.) Froel.	*1*; I
C. praemorsa (L.) Tausch	*2в, г, 8*; I
C. sibirica L.	*3, 5—8*; I
**C. tectorum* L.	*1—4*; I, II
Dendranthema zawadskii (Herbich) Tzvelev	*3—8*; I, II
Erigeron acris L.	*1—5*; I, II
E. politus Fries	*1, 4*; I, II
Galatella angustissima (Tausch) Novopokr.	*3—6*; II
G. biflora (L.) Nees	*6*; II
G. macrosciadia Gand.	*3—6*; I, II
Heteropappus altaicus (Willd.) Novopokr.	*4*; II
H. tataricus (Lindl.) Tamamsch.	*1, 3—8*; I, II
+*Hieracium robustum* Fr.	*5, 7*; I
H. umbellatum L.	*1—8*; I, II
H. virosum Pallas	*4, 5, 8*; I, II
Inula britannica L.	*1*; I, II
I. salicina L.	*3, 7*; II
Lactuca sibirica (L.) Maxim.	*1*; I, II
Leibnitzia anandria (L.) Turcz.	*4, 8*; I, II
Leontopodium campestre (Ledeb.) Hand.-Mazz.	*3—6*; I, II
L. conglobatum (Turcz.) Hand.-Mazz.	*3, 6*; II
Leucanthemum vulgare Lam.	*1, 2б*; I
Ligularia abacanica Pojark.	*1, 2а, г*; I, II
L. glauca (L.) O. Hoffm.	*1, 3, 5, 8*; I, II
L. sibirica (L.) Cass.	*1, 2*; I, II
Petasites radiatus (J. F. Gmelin) Toman	*1*; I, II
+*Picris davurica* Fisch.	*1, 2, 4*; I, II
Saussurea controversa DC.	*3—8*; I, II
S. parviflora (Poir.) DC.	*1, 3—8*; I, II
S. salicifolia (L.) DC.	*6*; III
S. schanginiana (Wydl.) Fisch. ex Herd.	*5, 6*; I
Scorzonera austriaca Willd.	*3, 4, 6*; I, II
S. curvata (Popl.) Lipsch.	*4*; II
S. radiata Fisch. ex Ledeb.	*3—6, 8*; I, II
Senecio ambraceus Turcz. ex DC.	*1—5*; I, II
S. erucifolius L.	*1—5*; I, II
S. integrifolius (L.) Clairv.	*1, 3—8*; I, II
S. jacobaea L.	*1, 5*; II
S. nemorensis L.	*1—3, 5—7*; I
**S. vulgaris* L.	*1*; II
Serratula marginata Tausch	*6*; III
S. wolffii Andrae	*1, 2, 6, 8*; I
Solidago dahurica Kitag.	*7, 8*; I
**Sonchus arvensis* L.	*1—4*; I, II
*+*S. oleraceus* L.	*1*; II
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	*1—3, 5—8*; I, II
Taraxacum dissectum (Ledeb.) Ledeb.	*1, 4*; II
T. erythrospermum Andrz.	*1, 4*; II
T. officinale Wigg.	*1—8*; I, II
+*T. polozhiae* Kurbatsky	*4*; II
T. stenolobum Stschegl.	*1*; II
Tragopogon orientalis L.	*1—5*; I, II
Tussilago farfara L.	*1, 2*; I
Youngia tenuifolia (Willd.) Babc. et Stebb.	*3—8*; I, II

В целом ЛФ Ефремкино характеризуется довольно высоким видовым богатством и значительной гетерогенностью, что связано, в частности, с пограничным положением этой территории (между Кузнецким Алатау и Хакасско-Минусинской котловиной).

Всего в составе ЛФ Ефремкино выявлено 679 видов сосудистых растений из 324 родов, относящихся к 77 семействам; без учета адвентивных растений — 597 видов из 281 рода и 71 семейства. В настоящий список не вошли 7 видов,

указанных для этой территории в литературе, но нами не обнаруженных (*Fallopia dumetorum* (L.) Holub, *Truellum sieboldii* (Meissn.) Soják, *Hypopitis monotropa* Crantz, *Pedicularis venusta* (Bunge) Bunge, *Scrophularia incisa* Weinm., *Orobanche caesia* Reichenb., *O. uralensis* G. Beck).

Впервые на территории Хакасии обнаружены 3 вида (*Elymus ircutensis*, *Draba parvisiliquosa*, *Epilobium roseum*). Около 20 видов являются очень редкими для Хакасии (известно 1—3 местонахождения) — *Potamogeton berchtoldii*, *Alopecurus brachystachyus*, *Melica altissima*, *M. transsilvanica*, *Corydalis solida* subsp. *subremota*, *Armoracia sisymbrioides*, *Astragalus multicaulis*, *Orobanche krylovii* и др.

Самые крупные семейства в составе ЛФ — *Poaceae* (73 вида[2] или 12.2 %), *Asteraceae* (72 вида, 12.0 %), *Fabaceae*, *Rosaceae* (40 видов, 6.7 %), *Ranunculaceae* (36 видов, 6.0 %). Наибольшее количество видов содержится в родах *Carex* (23), *Potentilla* (16), *Allium*, *Artemisia*, *Salix* (10), *Poa*, *Ranunculus* (9), *Festuca* (8), *Calamagrostis*, *Elymus*, *Oxytropis* (7). По таксономической структуре ЛФ Ефремкино занимает промежуточное положение между типично бореальными флорами (по обилию видов в семействах *Poaceae*, *Asteraceae*, *Ranunculaceae* и в родах *Carex*, *Salix*, *Poa*) и степными флорами Южной Сибири (по сем. *Fabaceae* и родам *Potentilla*, *Allium*, *Festuca*, *Oxytropis*).

Около 25 видов ЛФ Ефремкино — эндемики Алтае-Саянской флористической провинции, причем большинство из них распространены в наиболее континентальных районах провинции (Центральный и Юго-Восточный Алтай, Тува, Минусинская котловина и т. д.). На территории нашей ЛФ такие виды приурочены к степным фитоценозам или к каменистым местообитаниям. Лишь 6—7 эндемиков — лесные или луговые растения, произрастающие в наименее континентальных районах Алтае-Саян (Западный и Северный Алтай, Горная Шория, Кузнецкий Алатау и т. д.). Среди эндемичных видов наиболее распространенными на территории ЛФ Ефремкино являются *Elytrigia geniculata*, *Erythronium sibiricum*, *Cruciata krylovii*. Очень редко встречаются *Potentilla elegantissima*, *Oxytropis argentata*. Некоторые из эндемиков имеют очень узкий ареал, ограниченный Приенисейскими (*Eritrichium jenisseense*, *Scrophularia multicaulis*) или только Хакасскими островными степями (*Oxytropis nuda*, *Erodium tataricum*), или лесными районами Кузнецкого Алатау, Западного Саяна и Абаканского хребта (*Adenophora golubinzevaeana*).

В составе ЛФ Ефремкино отмечено несколько видов, которые можно отнести к неморальным реликтам (*Festuca extremiorientalis*, *Corydalis solida*, *Viola mirabilis* и др.). Обнаружены здесь также местонахождения (возможно, реликтовые) некоторых высокогорных видов (*Saxifraga cernua*, *Cotoneaster uniflorus*, *Potentilla nivea*, *Saussurea schanginiana* и др.).

Около 20 видов ЛФ Ефремкино находится здесь на границе ареала или в непосредственной близости от нее. Большинство из них достигает западного или северо-западного предела своего распространения (*Elymus komarovii*, *Poa argunensis*, *Stipa baicalensis*, *Gagea longiscapa*, *Astragalus adsurgens*, *Sium suave*, *Arctogeron gramineum* и др.). Самое северное местонахождение отмечено для *Astragalus multicaulis* и *Hippophaë rhamnoides*, северо-восточное — для *Allium obliquum* и *Ziziphora clinopodioides*.

В связи с тем что на территории изученной ЛФ расположен населенный пункт (село Ефремкино), обнаружено большое количество адвентивных растений (82 вида из 63 родов, относящихся к 23 семействам). Среди них — редко встречающиеся в Кузнецком Алатау и в Хакасии виды: *Corydalis capnoides*, *Lepidium latifolium*, *Camelina sativa*, *Malva mohileviensis*, *Sphallerocarpus gracilis*, *Asperugo procumbens*, *Nonea rossica*, *Sonchus oleraceus*.

Выяснение положения изученной ЛФ в системе флористического районирования вызывает большие затруднения: во-первых, районирование Алтае-Саянской провинции разработано крайне недостаточно; во-вторых, практически отсутствуют данные

---

[2] Адвентивные растения при таксономическом анализе не учтены.

по ЛФ близлежащих территорий (Кузнецкого Алатау, Минусинской котловины). Тем не менее сравнительный анализ флоры Кузнецкого Алатау и Минусинской котловины (которые относятся, видимо, к двум различным фитохориям довольно крупного ранга — не ниже уровня округов) приводит нас к выводу, что территория ЛФ Ефремкино расположена на границе между этими фитохориями. Ярким свидетельством пограничного положения данной ЛФ является наличие в ее составе двух групп дифференциальных видов, из которых одна связана с флорой Кузнецкого Алатау, а другая тяготеет к флоре Минусинской котловины. При этом наибольшую индикаторную ценность для Минусинской котловины имеют, очевидно, горно-степные виды (т. е. все виды из группы **2А**, а также *Arctogeron gramineum*, *Astragalus multicaulis*, *Atraphaxis pungens*, *Oxytropis muricata* и др.). Для Кузнецкого Алатау таковыми являются эндемик *Adenophora golubinzevaeana*, а также виды темнохвойно-таежного комплекса (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Goodiera repens*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*).

Возможно, что флористическая граница между Кузнецким Алатау и Минусинской котловиной, проведенная нами на небольшом участке (рис. 2), не имеет абсолютного значения. С накоплением данных о флоре Кузнецкого Алатау и смежных регионов изменятся представления о характере распространения отдельных видов и их значимости для флористического районирования. Несмотря на это, мы считаем, что специфика изученной ЛФ (высокий уровень таксономического разнообразия, гетерогенность, наличие ряда эндемичных, реликтовых и редких видов) напрямую связана с ее пограничным положением.

В заключении статьи выражаем благодарность Т. В. Эбель, оказавшей помощь в сборе материала и при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зуев В. В. К систематике семейства *Gentianaceae* в Сибири // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1296—1305.

Куминова А. В., Маскаев Ю. М. Геоботаническое районирование // Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. С. 309—367.

Некратова Н. А., Выдрина С. Н., Михайлова С. И. и др. Новые и редкие виды растений для Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1341—1347.

Некратова Н. А., Выдрина С. Н., Михайлова С. И. и др. Растения новые и редкие для Кузнецкого Алатау. Двудольные первичнопокровные свободнолепестные и вторичнопокровные // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 754—761.

Некратова Н. А., Беляева Т. Н., Серых Г. И. и др. Конспект флоры высших сосудистых растений Кузнецкого Алатау. I. Оноклеевые-Орхидные. *Onocleaceae—Orchidaceae*. Деп. в ВИНИТИ 23.03.93 № 689—В93. 78 с.

Флора Сибири. Т. 1-8. Новосибирск, 1987—1994.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Томский государственный университет
Получено 21 XII 1994

SUMMARY

A local flora at the Eastern frontier areas of Kuznetsk Alatau was studied. 697 species of vascular plants were recorded. Three of them proved to new for Khakassia and 52 for Kuznetsk Alatau. The floristic boundary of Kuznetsk Alatau in the region investigated was determined using the distribution of 36 differencial species.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.675.1(47)

© Н. Н. Цвелев

О НЕКОТОРЫХ РОДАХ СЕМЕЙСТВА ЛЮТИКОВЫХ (*RANUNCULACEAE*) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

N. N. TZVELEV. ON SOME GENERA OF THE FAMILY *RANUNCULACEAE* IN THE EASTERN EUROPE

Приведены основные результаты обработки 4 родов семейства лютиковых (*Ranunculáceae*) для «Флоры Восточной Европы»: *Aconitum*, *Delphinium*, *Ficaria* и *Ceratocephala*. Введены номенклатурные изменения, основывающиеся на новейшей литературе и других источниках. 2 вида: *Aconitum korshinskyi* Tzvel. и *Delphinium subcuneatum* Tzvel. описаны в качестве новых для науки. Дана новая комбинация: *Aconitum prutense* (Zapal.) Tzvel. Восстановлены 2 забытых вида: *Delphinium duhmbergii* Huth и *D. pubiflorum* (DC.) Turcz. ex Huth.

Мы приводим в очень кратком виде основные результаты обработки 4 родов лютиковых (*Ranunculaceae*) для десятого тома «Флоры Восточной Европы», основывающейся главным образом на материалах Гербария Ботанического института РАН (LE). Синонимика видов приведена лишь в самых необходимых случаях.

1. *Aconitum* L.

Результаты нашей обработки этого рода в пределах Восточной Европы заметно отличаются от обработок аконитов Европы, сделанных В. Н. Ворошиловым (1990) и авторами «Flora Europaea» (Tutin, 1964; Akeroyd, Chater, 1993), а потому не вполне соответствуют данным последней сводки С. К. Черепанова (1995).

Акониты Восточной Европы очень четко делятся на 3 естественные секции, которым, не без оснований, иногда придается ранг подродов. Из них секция *Lycoctonum* DC. наиболее примитивна в отношении жизненной формы (присутствие розеточных листьев, многолетние, не утолщенные клубневидно корни, относительно небольшие, но часто более многочисленные цветки), но имеет и признаки более высокой специализации (более высокий и узкий шлем цветков, часто сильно закрученные шпорцы нектарников). Ниже приводим принятую нами систему этой секции.

1. *A. lycoctonum* L. (1753, Sp. Pl.: 523, s.str.; *A. septentrionale* Koelle).
2. *A. korshinskyi* Tzvel.
3. *A. vulparia* Reichb. (1819, Uebers. Acon.: 70).
4. *A. lasiostomum* Reichb. ex Bess. (1822, Enum. Pl. Volhyn., Podol.: 69; Reichb. 1825, Ill. Acon.: tab. 49).
5. *A. moldavicum* Hacq.
6. *A. besserianum* Andrz.
7. *A. hosteanum* Schur.
8. *A. barbatum* Pers.

Название *A. lycoctonum* L., ранее принимавшееся за «nomen ambiguum», так как в него включалось несколько видов аконитов, в последнее время (Akeroyd, Chater, 1993 : 255) принято для широко распространенного в Восточной Европе вида

A. septentrionale. Его лектотипом выбран экземпляр из Лапландии, цитированный Линнеем при первоописании вида. Еще не приводившийся для Восточной Европы вид *A. vulparia* Reichb. встречается как одичавшее растение в парках Павловска и Старого Петергофа, куда он, вероятно, был интродуцирован еще в первой половине прошлого века. Из-за желтых цветков его принимали прежде за *A. lasiostomum*, от которого он легко отличается голыми (а не курчавоволосистыми) завязью и плодами. Сибирский вид *A. barbatum* изредка культивируется в садах Восточной Европы. Возможно, из культуры происходят и очень старые (первой половины прошлого века) его сборы «между Казанью и Камышиным» и из окр. Оренбурга. В отличие от Ворошилова (1990 : 38), мы принимаем за самостоятельные виды приднестровский эндемик *A. besserianum*, отличающийся от близких *A. moldavicum* и *A. lasiostomum* более длинным, слабо курчавым опушением в соцветии и обычно желтовато-белыми цветками, и восточнокарпатский эндемик *A. hosteanum*, отличающийся от близкого *A. moldavicum* также более длинным опушением в соцветии и густоволосистой завязью при небольших общих размерах всего растения. Оба эти вида были приняты ранее и С. С. Морозюк (1987 : 48) для Украины. Вид *A. rogowiczii* Wissjul. мы, как и Ворошилов (1990), не смогли отделить от очень близкого к нему *A. lasiostomum*.

Еще С. И. Коржинский (Korshinsky, 1898 : 20) отметил различия в окраске цветков (они здесь желто-белые) некоторых популяций *A. lycoctonum* s. l. с Урала и р. Камы и типичных экземпляров этого вида, среди которых встречаются лишь одиночные особи-альбиносы. Эти популяции имеют также листовые пластинки, более глубоко рассеченные с более узкими и длиннозаостренными основными долями. Мы считаем, что такие популяции могут быть результатом плейстоценовой гибридизации *A. lycoctonum* с сибирским *A. barbatum* (у него листовые пластинки до основания рассеченные), о чем, возможно, свидетельствуют и менее согнутые, чем у *A. lycoctonum* s. str., шпорцы нектарников. Исходя из этого мы считаем возможным описать эти гибридогенные популяции в качестве самостоятельного вида *A. korshinskyi*, назвав его в честь выдающегося русского флориста и систематика С. И. Коржинского.

Aconitum korshinskyi Tzvel. sp. nov. (sect. *Lycoctonum* DC.). — *A. lycoctonum* auct. non L.: Korsh. 1898, Tent. Fl. Ross. Or.: 20.

Planta perennis, 50—150 cm alta. Laminae foliorum magis quam in *A. lycoctonum* L. dissectae, laciniis angustioribus et longe acutatis. Pedicelli sat dense et patentim pilosi (pili ca. 0.5 mm lg.). Sepala sparse pilosa, flavescenti-alba. Calcar nectariorum hamato-curvatum. Ovarium glabrum.

Typus: «Gub. Kasan, distr. Tschistopol, inter pag. Keremetj Inferior et Czerebatyrevo, in silvis frondosis, 5 VI 1885, S. Korshinsky» (LE).

Affinitas. A specie proxima — *A. lycoctonum* L. floribus flavescenti-albis et foliis rigidioribus, magis dissectis, laciniis angustioribus et longe acutatis differt. Fortasse species hybridogena est: *A. lycoctonum* L. × *A. barbatum* Pers.

Area geographica. Ural et systema fl. Kama.

Haec species ad honorem botanici celeberrimi et collectoris huius speciei — S. I. Korshinsky nominata est.

Многолетник 50—150 см выс. Листовые пластинки более рассеченные, чем у *A. lycoctonum*, с более узкими и длинно заостренными долями. Цветоножки довольно густо- и оттопыренно-волосистые (волоски около 0.5 мм дл.). Чашелистики рассеянно-волосистые, желтовато-белые. Шпорец нектарников крючковидно согнутый. Завязь голая.

Тип: «Казанская губ., Чистопольский у., между селами Нижняя Кереметь и Черебатырево, в лиственных лесах, 5 VI 1885, С. Коржинский» (LE).

Паратипы (paratypi): «Уфимская губ., Чандар, 30 V 1888, в лесах, А. Антонов»; «Уральская флора, Макаров лес по дороге из Нязе-Петровска в Шемаху, 10 VII 1894, П. Сюзев» — LE.

Родство. От наиболее близкого вида — *A. lycoctonum* — отличается желтовато-белыми цветками, более жесткими и более глубоко рассеченными листовыми

пластинками с более узкими и длиннозаостренными долями. Возможно, гибридогенный вид: *A. lycoctonum* L. × *A. barbatum* Pers.

Виды секции *Anthora* DC. более высоко специализированы в отношении вегетативных органов: отсутствуют прикорневые листья, стеблекорень клубневидно утолщен и обычно ежегодно замещается новым, листовые пластинки до основания рассеченные с очень узкими дольками. Однако довольно низкий шлем цветков и их обычно желтую окраску можно считать примитивными признаками. Все виды секции очень близки друг к другу и нередко принимаются за подвиды одного вида.

9. *A. nemorosum* Bieb. ex Reichb. (= *A. anthora* subsp. *nemorosum* (Bieb. ex Reichb.) Worosch. 1990 : 37).

10. *A. jacquinii* Reichb. (= *A. anthora* subsp. *jacquinii* (Reichb.) Domin, 1936, Preslia, 13—15 : 81).

11. *A. confertiflorum* (DC.) Gayer (= *A. anthora* subsp. *confertiflorum* (DC.) Worosch.).

12. *A. anthora* L. (= *A. eulophum* Reichb.).

13. *A. pseudanthora* (Blocki ex Pacz.) Wissjul. (1953, Фл. УРСР, 5 : 64; *A. eulophum* var. *pseudanthora* Blocki ex Pacz. 1927, Fl. Polska, 3 : 11).

В отношении видов этой секции стоит отметить, что мы, как и Ворошилов (1990 : 37), считаем *A. eulophum* синонимом среднеевропейского *A. anthora* s. str., отличающимся от восточноевропейского *A. nemorosum* опушением соцветия из очень коротких курчавых, а не более длинных оттопыренных прямых волосков. На востоке *A. anthora* s. str. доходит до Полтавской обл., имея довольно широкую полосу перекрывания ареалов с *A. nemorosum*. Карпатский вид *A. jacquinii*, заходящий на сложенные известняками и близкими к ним породами горы Украинских Карпат, имеет в соцветии смешанное опушение из более коротких курчавых и более длинных прямых волосков. Более рыхлым, чем у *A. anthora* s. str., опушением очень густых и коротких соцветий, а также небольшими общими размерами этот вид очень сходен с кавказским, но заходящим и на Крымскую яйлу видом *A. confertiflorum*, хотя Ворошилов (1990 : 37) считает *A. confertiflorum* особым подвидом *A. anthora* s. str., а *A. jacquinii* — синонимом *A. anthora* subsp. *anthora*. Самостоятельным видом мы считаем и эндемичный для богатых гипсом обнажений в верховьях Прута и Сирета *A. pseudanthora*, единственный голубоцветковый вид секции. До настоящего времени автором этого вида в русскоязычной литературе ошибочно указывался И. Пачоский, описавший его лишь как разновидность, а не Е. Д. Висюлина.

Типовую секцию рода — *Aconitum* (лектотип: *A. napellus* L.) можно считать наиболее сложной в систематическом отношении, что отчасти объясняется нередкой гибридизацией в ее пределах. Эта секция во многом сходна с предыдущей, но околоцветник у принадлежащих к ней видов обычно синей или фиолетовой окраски и опадает сразу после цветения (у видов секции *Anthora* он сохраняется при плодах). Восточноевропейские виды этой секции мы приводим далее, разделяя их на 3 подсекции.

Подсекция *Aconitum*.

14. *A. neomontanum* Wulfen (1788, in Koelle, Spicil. Acon.: 16; *A. napellus* L. subsp. *neomontanum* (Wulfen) Gayer, 1912, in Hegi, Fl. Mitteleur. 3 : 499).

15. *A. firmum* Reichb. (1819, Uebers. Acon.: 20; *A. napellus* subsp. *firmum* (Reichb.) Gayer, 1912, in Hegi, Fl. Mitteleur. 3. : 498).

16. *A. tauricum* Wulfen (1788, in Koelle, Spicil. Acon.: 15; Ворош. 1990 : 40; *A. nanum* (Baumg.) Simonk. 1886, Enum. Stirp. Transsilv.: 64; *A. romanicum* Woloszcz. 1903, Fl. Polon. Exs.: N 905; *A. napellus* subsp. *tauricum* (Wulfen) Gayer, 1912, in Hegi, Fl. Mitteleur.: 496).

17. *A. bukovinense* Zapal. (1908, Consp. Fl. Galic. Crit. 2 : 230; Ворош. 1990 : 40).

18. *A.* × *cammarum* L. (1762, Sp. Pl., ed. 2, 1 : 751, emend. Fries, 1828; Götz, 1967 : 46; *A.* × *intermedium* DC. 1817, Syst. Nat. 1 : 374; Akeroyd, Chater, 1993 : 255;

A. × *stoerkianum* Reichb. 1818, Flora, 1 : 202; id. 1827, Ill. Acon.: tab. 71; Tutin, 1964 : 431).

19. *A. flerovii* Steinb.

20. *A. odontandrum* Wissjul.

Подсекция *Cammarum* (DC.) Rápaics.

21. *A. prutense* (Zapał.) Tzvel. comb. nov. (= *A. paniculatum* Lam. var. *prutense* Zapał. 1908, Consp. Fl. Galic. Crit. 2 : 211; *A. paniculatum* auct. non Lam.: Висюл. 1950, Визн. росл. УРСР: 90; Tutin, 1964 : 221, p. p.; *A. variegatum* L. subsp. *paniculatum* auct. non (Arcang.) Greuter et Burdet: Akeroyd a. Chater, 1993 : 255, p. p.).

22. *A. podolicum* (Zapał.) Worosch. (1990 : 39; *A. paniculatum* var. *podolicum* Zapał. 1908, Consp. Fl. Galic. Crit. 2 : 221).

23. *A. degenii* Gayer (1906, Madyar Bot. Lapok, 5 : 123; *A. paniculatum* subsp. *degenii* (Gayer) Grinţ, 1953, in Savul. Fl. Rep. Pop. Romane, 2 : 489; *A. paniculatum* auct. non Lam.: Ворош. 1990 : 39, p. min. p.).

24. *A. variegatum* L. (*A. cammarum* Jacq.).

25. *A. gracile* (Reichb.) Gayer (1909, Magyar Bot. Lapok, 8 : 201; Reichb. 1819, Uebers. Acon.: 55, nom. nud.; Висюл. 1953, Фл. УРСР, 5 : 67; Ворош. 1990 : 39; *A. cammarum* Jacq. var. *gracile* Reichb. 1823, Ill. Acon.: tab. 7; *A. variegatum* subsp. *gracile* (Reichb.) Gayer, 1912, in Hegi, Fl. Mitteleur.: 502; *A. variegatum* auct. non L.: Akeroyd a. Chater, 1993 : 255).

Подсекция *Euchylodea* (Reichb.) Worosch.

26. *A. villosum* Reichb. (1824, Ill. Acon.: tab. 26; id. 1819, Uebers. Acon.: 39, nom. nud.; *A. volubile* Pall. ex Koelle var. *villosum* (Reichb.) Regel, 1861, Index Sem. Hort. Petropol.: 43; *A. volubile* auct. non Pall. ex Koelle: Ворош. 1990 : 39).

Некоторые из приведенных выше видов нуждаются в комментариях. *A. neomontanum* — наиболее распространенный в горах Средней Европы вид (или подвид) из родства *A. napellus* L. s. l. За лектотип *A. napellus* L. s. str. в настоящее время принят экземпляр эндемичного для Великобритании вида, имеющего дольки листьев на верхушке с длинным острием. В Восточной Европе он, по-видимому, отсутствует и в культуре, тогда как *A. neomontanum* культивируется здесь не так уж редко, хотя и реже, чем *A.* × *cammarum* L. Среднеевропейский вид (или подвид *A. napellus* s. l.) *A. firmum*, заходящий на Украинские Карпаты, принимался Ворошиловым (1990 : 40) за синоним *A. tauricum*, к которому он действительно очень близок, но отличается от него более крупными и травянистыми прицветничками, при нижних цветках обычно 2—3-раздельными или зубчатыми. Большую же часть популяций с высокогорий Украинских Карпат из родства *A. napellus* мы, следуя Ворошилову (1990 : 40), относим к *A. tauricum*, от которого вряд ли отличаются принимавшиеся Е. Д. Висюлиной за особые виды *A. nanum* и *A. romanicum*. Переходные к *A. bukovinense*, вероятно, гибридогенные популяции *A. tauricum* с рассеянным опушением из курчавых волосков в соцветии могут быть отнесены к разновидности — var. *czarnohorense* Zapał. (1908, Consp. Fl. Galic. Crit. 2 : 227). Если у *A. firmum* нити тычинок почти всегда голые, то у *A. tauricum* они более или менее волосистые, но иногда могут быть и голыми. К *A. bucovinense* принадлежат наиболее ксерофильные популяции из родства *A. napellus* s. l. с густо покрытыми курчавыми волосками осью соцветия и цветоножками.

Многие из красивоцветущих видов секции *Aconitum* были введены в культуру. В Восточной Европе это главным образом виды *A. neomontanum* и *A. variegatum*, однако наиболее распространенным здесь, как и в Западной Европе, декоративным видом является *A.* × *cammarum*, происходящий от гибридизации *A. napellus* s. l. × *A. variegatum* s. l. и известный в многочисленных сортах с разной окраской цветков. Более поздними синонимами этого гибридогенного вида являются *A.* × *intermedium* DC. и *A.* × *staerkeanum* Reichb. Вид *A.* × *cammarum* обычно не образует зрелых плодов и размножается только вегетативно. Очень близки к нему вполне фертильные виды *A. flerovii* (описан из Владимирской обл.) и *A. odontandrum* (из окр. Киева). Ворошилов (1990 : 39—40) считает их вероятными реликтами соответственно Москов-

ской и Приднепровской возвышенностей. На наш взгляд, они, скорее, являются стабилизировавшимися каким-либо способом клонами *A.* × *cammarum*, одичавшими из культуры. Из них *A. flerovii* более сходен с *A. napellus* s. l., а *A. odontandrum* значительно уклоняется к *A. variegatum* s. l.

Из подсекции *Cammarum* для Западной Украины всеми авторами (в том числе Черепановым (1995 : 817)) приводился вид *A. paniculatum* Lam. Однако его название является незаконным, так как при его первоописании цитировался ранее описанный вид *A. cammarum* L., хотя в ранге подвида *A. variegatum* subsp. *paniculatum* (Arcang.) Greuter et Burdet (1989, Willdenowia, 19 : 42) оно может быть принято. Кроме того, типичные популяции описанного из Франции *A. paniculatum* с густо и оттопыренно железистоволосистыми цветоножками и веточками соцветия на Украине отсутствуют. Вместо него здесь представлены 3 вида этого родства: *A. prutense* — высокое лесное растение с широкими сегментами листьев, почти голыми цветоножками и голой, редко едва волосистой снаружи завязью; *A. podolicum* — сходен с предыдущим, но с густоволосистой завязью; *A. degenii* — небольшое растение известняковых скал с густо- и оттопыренно-волосистыми цветоножками и рассеченными на очень узкие дольки сегментами листьев. Приводившийся для *A. degenii* очень короткий носик шлема, по-видимому, не имеет большого систематического значения.

Из 2 очень близких видов родства *A. variegatum* s. l. один вид — *A. variegatum* s. str., — по-видимому, встречается в Западной Украине и как дикорастущий, хотя некоторые его местонахождения могут быть результатом «дичания» из культуры. Другой вид *A. gracile* — отличается от *A. variegatum* лишь более тонкими стеблями с сильно расставленными листьями, и самостоятельность его несколько сомнительна. Это главным образом лесное, а не опушечное растение.

Систематика секции *Aconitum* в Восточных Карпатах еще недостаточно разработана. Нам, к сожалению, осталась неизвестной работа С. С. Руденко и В. И. Стефаник (1985), авторы которой описали (но пока как «nomen invalidum») еще 2 новых для науки вида с Украинских Карпат: *A. kostyschinii* Rudenko и *A. szapikianum* Rudenko из родства *A. variegatum* s. l.

2. *Delphinium* L.

По нашим данным, этот род представлен в Восточной Европе 19 видами, из которых 15 принадлежат к секции *Delphinastrum* DC. (лектотип: *D. elatum* L.) и 4 — к секции *Diedropetala* Huth (лектотип: *D. puniceum* Pall.). Мы не считаем возможным придавать этим секциям ранг подродов (*Delphinastrum* (DC.) Peterm. и *Oligophyllon* Dimitrova) и тем более самостоятельных родов (*Delphinastrum* (DC.) Spach и *Diedropetala* (Huth) Galushko).

Стоит отметить, что многие красивоцветущие виды рода уже давно введены в культуру и имели возможность гибридизировать друг с другом, а иногда и с близрастущими дикорастущими видами, давая новые садовые сорта. Известен даже изредка культивируемый и в Восточной Европе садовый гибрид — *D.* × *cultorum* Voss, происходящий от гибридизации 3 видов: *D. elatum*, *D. grandiflorum* и *D. cheilanthum* Fisch. Несомненно, имеет место и гибридизация между контактирующими друг с другом дикорастущими видами, что необходимо учитывать при сборе материала.

Наиболее широко представленная в Восточной Европе секция *Delphinastrum* может быть разделена на несколько групп близкородственных видов, которые мы предпочитаем называть «агрегатами», так как эколого-географическая обособленность их не всегда хорошо выражена. Нами внесен ряд изменений в систематику этой секции не только по сравнению с обработкой С. А. Невского (1937) во «Флоре СССР», но и с более поздними обработками (Пахомова, 1972; Малютин, 1973; Фризен, 1993). Поэтому стоит остановиться на видах этой секции более подробно.

1—5. *D.* aggr. *elatum* L.

1. *D. elatum* L.

Имеет голые, реже почти голые ось соцветия, цветоножки, чашечку и завязь, узколинейные прицветники и прицветнички, только в нижней части более или менее волосистые высокие стебли. Подобно многим другим видам сибирскотаежного происхождения, этот вид широко распространен на севере Европейской России, доходя на западе до Вологодской обл. с изолированными участками ареала в Псковской обл. и Латвии. Кроме того, изолированные участки ареала *D. elatum* имеются в горах Средней Европы, откуда был описан самостоятельный вид *D. intermedium* Soland., вряд ли заслуживающий признания. Имеется неподтвержденное гербарными образцами указание *D. elatum* для Карпат и Черновицкой обл. Украины. В культуре встречается почти повсюду и нередко дичает.

2. *D. alpinum* Waldst. et Kit. 1812, Descr. Icon. Pl. Rar. Hung. 3 : 273, tab. 246. — *D. palmatifidum* DC. var. *glabellum* DC. 1817, Syst. Nat. 1 : 358. — *D. glabellum* Turcz. 1837, Bull. Soc. Nat. Moscou, 10 : 56, nom. nud. — *D. alpinum* var. *glabellum* Turcz. ex Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 405. — *D. elatum* auct. non L.: Невский, 1937, Фл. СССР, 7 : 147, p. p.; Pawł. 1964, Fl. Europ. 1 : 214, p. p.

Этот описанный с Карпат («in vallibus alpinis Comitatus Zoliensis, Liptoviensis et Scepusiensis») вид отличается от *D. elatum* осью соцветия, цветоножками, а обычно и чашелистиками, снаружи довольно густо покрытыми очень короткими оттопыренными прямыми волосками, часто заметно расширенными в нижней части или отчасти железистыми. Обычно объединяется с *D. elatum*, но, в отличие от него, приурочен главным образом к горным районам Южной Сибири, Средней Азии и Урала с изолированными участками ареала в Карпатах. Имеются также немногие изолированные местонахождения на севере Европейской России, возможно, отчасти реликтовые (например, на реке Андоме в Вологодской обл., где его собирали многие коллекторы), но большей частью связанные с одичанием из культуры, в которой он довольно обычен. Нередко встречаются в культуре и гибриды *D. elatum* × *D. alpinum* с более слабым опушением в соцветии. Материал по таксонам с эпитетом «glabellum» происходит из Прибайкалья.

3. *D. cryophilum* Nevski (= *D. elatum* subsp. *cryophilum* (Nevski) Jurtz.).

Замещает *D. elatum* в большей части Европейской Арктики, отличаясь от него меньшими размерами и обильным опушением из длинных оттопыренных волосков как в соцветии, так и по всему или почти всему стеблю. В бассейнах рек Мезени и Печоры нередки гибридные популяции *D. cryophilum* × *D. elatum*. Мы считаем, что *D. cryophilum* сформировался в плейстоцене и после последнего оледенения имел вначале обособленный от других видов ареал, но *D. elatum* s. str. позднее продвинулся из более южных убежищ на север, гибридизируя с задержавшимися здесь популяциями *D. cryophilum*.

4. *D. nacladense* Zapał. (= *D. elatum* subsp. *nacladense* (Zapał.) Holub).

Очень сходен с предыдущим видом, являясь восточнокарпатским высокогорным дериватом *D. elatum*, но в опушении соцветий присутствуют как длинные, так и более короткие, но также оттопыренные простые и железистые волоски. Возможно, является результатом плейстоценовой гибридизации между *D. alpinum* и *D. cryophilum*. В Украинских Карпатах известен только с Чивчинских гор.

5. *D. villosum* Stev. ex DC.

Сходен с *D. elatum* s. str., но цветоножки и оси соцветия густо покрыты довольно длинными и отстоящими, более или менее изогнутыми книзу простыми волосками. По-видимому, этот вид возник в культуре в результате гибридизации *D. elatum* s. l. с одним из густо волосистых видов из родства *D. cuneatum* s. l. (скорее всего, с *D. subcuneatum* Tzvel.), о чем свидетельствует немного клиновидно оттянутое основание пластинок средних и верхних стеблевых листьев. Встречается в культуре и иногда дичает. В Восточной Европе имеются 2, казалось бы, естественных местонахождения этого вида: по склонам к р. Волге у села Красное Ярославской обл. и на р. Пинеге, однако и они, вероятно, имеют антропогенное происхождение.

6—9. *D.* aggr. *cuneatum* Stev. ex DC.

6. *D. cuneatum* Stev. ex DC. 1817, Syst. Nat. 1 : 359, s. str.; Невский, 1937, Фл. СССР, 7 : 148, p. p.; Pawl. 1964, Fl. Europ. 1 : 214, p. p.

При первоописании этого вида цитировались садовые экземпляры неизвестного происхождения («Lin. herb. *D. cuneatum* Deless.! Ic. vel. 1, tab. 61») с голым соцветием и экземпляры, присланные де Кандолю Стевеном, с этикеткой: «Hab. circa Saratof et ad Volgam inferiorem», имевшие густо волосистые соцветия. Уже здесь автор отметил отличия экземпляров Стевена, а позднее выделил их в особую разновидность — var. *pubiflorum* DC. (1824, Prodr. 1 : 55), что делает невозможным избрание их в качестве лектотипа вида. Поэтому мы, в отличие от Невского (1937), относим к *D. cuneatum* s. str. лишь популяции с голым или почти голым соцветием и узколинейными прицветниками, распространенные главным образом в бассейнах рек Оки и Средией Волги, а также на Среднем Урале. Популяции *D.* aggr. *cuneatum* с густо опушенными соцветиями (но ие var. *pubiflorum* DC.!) мы описываем далее в качестве самостоятельного вида.

7. D. subcuneatum Tzvel. sp. nov. — *D. cuneatum* auct., non Stev. ex DC., p. p. — *Planta perennis* 50—130 cm alta. Laminae foliorum palmatifidae, prope basin distincte cuneatae. Axis inflorescentiae, pedicelli et sepala extra pilis brevissimis crispis accumbentibus sat dense tecta. Bracteae et bracteolae subulato-lineares. Sepala lilacino-caerulea. Petala atro-fusca. Germen et fructus vulgo glabri, rarius brevissime pilosi.

Typus: «Prov. Kujbyshev (Samara), Zhiguli, cacumen jugi occidentem versus a monte Bachilova, 10 VII 1951, N 400, S. Juzepczuk, V. Golubkova» (LE).

Affinitas. A specie proxima — *D. cuneatum* Stev. ex DC. inforescentiis et sepalis extra sat dense, sed brevissime pubescentibus (non glabris) differt.

Многолетник 50—130 см выс. Листовые пластинки пальчато-раздельные, близ основания заметно клиновидно суженные. Ось соцветия, цветоножки и чашелистики снаружи довольно густо покрыты очень короткими, курчавыми, прилегающими волосками. Прицветники и прицветнички шиловидно-линейные. Чашелистики лилово-синие. Лепестки темно-бурые. Завязь и плоды обычно голые, реже очень коротко волосистые.

Тип: «Куйбышевская (Самарская) обл., Жигули, вершина хребта западнее Бахиловой горы, 10 VII 1951, № 400, С. Юзепчук, В. Голубкова» (LE).

Родство. От наиболее близкого вида — *D. cuneatum* Stev. ex DC. — отличается соцветиями и чашелистиками снаружи довольно густо, но очень коротко опушенными (не голыми).

Ареал этого вида включает Среднее Поволжье (в том числе и Жигули), Южный Урал и Северную Украину (окрестности Белой Церкви, Богодухова и др.). Возможно, ему принадлежит данное в синонимах название *D. kioviense* Bess. ex Nym. (1882, Consp. Fl. Europ.: 20, in syn.), в чем мы, однако, не уверены.

8. *D. litwinowii* Sambuk, 1929, Журн. Русск. бот. общ. 14, 4 : 421; Висюл. 1959, Фл. УРСР, 5 : 50. — *D. rossicum* Litv. 1917, в: Маевский, Фл. Средн. Росс., изд. 5 : 24, non Rouy, 1893; Pawl. 1964. Fl. Europ. 1 : 214. — *D. cuneatum* auct. non Stev. ex DC.: Невский, 1937, Фл. СССР, 7 : 148, p. p.

Очень сходен с предыдущим, но имеет ланцетно-яйцевидные или широколанцетные прицветники и прицветнички. Широко распространен от р. Оки до Полтавской, Харьковской, Воронежской и Саратовской областей на юге, а на востоке — до Южного Урала. За лектотип (lectotypus) этого вида мы принимаем образец: Орловская обл., «Новосильский уезд, ст. Залегощь, 1859, № 227, Н. Срединский» (LE).

9. *D. duhmbergii* Huth, 1893, Bull. Herb, Boiss. 1, 6 : 330, s. str.; id. 1895, Bot. Jahrb. 20 : 402, s. str. — *D. cuneatum* auct, non Stev. ex DC.: Невский, 1937, Фл. СССР, 7 : 148. p. p.

Сходен с *D. litwinowii*, но ось соцветия, цветоножки и чашелистики снаружи голые, реже почти голые. От *D. cuneatum* отличается более широкими прицветниками и прицветничками. Распространен в восточных и юго-восточных частях Волжско-

Донского флористического района (особенно обилен в Каменной степи Воронежской обл), но спорадически встречается также в северных районах Украины, а также в окрестностях Бузулука Оренбургской обл. Этот вид был описан по материалу из Юго-Восточной Европы, с Алтая и Тянь-Шаня. Одновременно с Алтая была описана разновидность *D. duhmbergii* var. *retropilosum* Huth, позднее принятая за особый вид — *D. retropilosum* (Huth) Sambuk, к которому, как оказалось, принадлежат и другие сибирские экземпляры, приведенные при первоописании *D. duhmbergii* (в том числе и экземпляры Думберга, в честь которого назван вид с Алтая). Цитированные экземпляры с Тянь-Шаня в настоящее время относят к *D. turkestanicum* Huth или к *D. confusum* M. Pop. Остается единственная возможность избрать лектотипом *D. duhmbergii* цитированный при его первоописании экземпляр: «Prov. Saratov, prope Kuznetzk. (Neumann)», хранившийся в Берлине. Для него, как и для всего вида, указываются голые снаружи чашелистики и широкие (как у *D. litwinowii*) прицветники и прицветнички.

10—13. *D.* aggr. *dictyocarpum* DC.

Это еще более ксерофилизированная группа видов обычно с более узкими долями листьев и более низкими стеблями. Основное отличие ее от 2 предыдущих агрегатов — окраска лепестков, которые здесь не темно-бурые, а светло-желтые с большей или меньшей примесью синего цвета, особенно на нижней паре лепестков-стаминодиев.

10. *D. pubiflorum* (DC.) Turcz. ex Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 417, s. str. — *D. cuneatum* Stev. ex DC. var. *pubiflorum* DC. 1824, Prodr. 1 : 55.

Еще один описанный с территории бывшего СССР, но забытый вид. По форме листьев, прицветников и прицветничков, а также по опушению в соцветии он сходен с *D. subcuneatum* и *D. cyananthum*, отличаясь от них с обеих сторон (а не только снаружи) густо волосистыми чашелистиками, а от первого из них еще окраской лепестков. Имеет относительно небольшой ареал, охватывающий юго-восток Волжско-Донского, запад Заволжского и север Нижне-Донского флористических районов. Лектотип этого вида: «Rossia, prope Saratow (Steven)» был отнесен де Кандолем сначала к *D. cuneatum*, затем к особой разновидности — var. *pubiflorum* DC. Huth в своей монографии принял эту разновидность за самостоятельный вид, обратив внимание на такие существенные отличия его от *D. cuneatum* s. l. как синяя окраска лепестков и волосистые с обеих сторон чашелистики. Однако автором вида он поставил Турчанинова, вероятно, считая, что оставшееся «nomen nudum» название Турчанинова: «*D. pubiflorum* Turcz.» основывается на разновидности де Кандоля. Во всяком случае в ареале *D. pubiflorum* при его первоописании Huth указывает только «Саратов», и считать *D. pubiflorum* описанным с Прибайкалья по экземплярам Турчанинова, как считал Невский (1937) во «Флоре СССР», нет никаких оснований.

11. *D. dictyocarpum* DC.

Преимущественно западно-сибирский вид, заходящий на Средний и Южный Урал. Мы относим к нему только популяции с голыми чашелистиками, цветоножками и осью соцветия, что соответствует его первоописанию.

12. *D. cyananthum* Nevski, 1937, Фл. СССР, 7 : 725, 160. — *D. dictyocarpum* auct. non DC.: Пахомова, 1972, Опред. раст. Средн. Азии, Крит. консп. 3 : 175, p. p.; Фризен, 1993, Фл. Сиб. 6 : 122, p. p.

Отличается от предыдущего вида густым опушением всех частей соцветия из очень коротких курчавых простых волосков. Цитированные в синонимике авторы последнего времени (Пахомова, 1972; Фризен, 1993) объединяют его с *D. dictyocarpum*, из-за чего, на наш взгляд, теряется очень ценная флорогенетическая информация о районах, подвергавшихся в плиоцене или плейстоцене значительной аридизации. Так, на Урале *D. dictyocarpum* известен только из бассейна р. Белой, в Сибири — из более южных ее районов, а затем в предгорьях гор Средней Азии. Невский (1937) не указывал этот вид для Урала, однако в Гербарии Ботанического института РАН (LE) имеются определенные им образцы из бассейна р. Белой.

13. *D. uralense* Nevski, 1937, Фл. СССР, 7 : 725, 159. — *D. dictyocarpum* DC. subsp. *uralense* (Nevski) Pawł. 1963, Fragm. Flor. Geobot. (Kraków) 9, 4 : 435; id. 1964, Fl. Europ. 1 : 214.

Узкоэндемичный вид, известный только с Зилаирского плато на Южном Урале. Является результатом еще более значительной ксерофилизации исходного для всего агрегата типа: имеет волосистые по всей длине стебли и густоволосистые завязи и плоды.

14. *D.* aggr. *cheilanthum* Fisch.

Отличается от предыдущего агрегата рыхлым немногоцветковым соцветием с более крупными лепестками и более крупной и едва двулопастной пластинкой нижних лепестков-стаминодиев.

14. *D. middendorffii* Trautv. 1847, in Middend. Sib. Reise 1, 2, Bot.: 63; Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 470; Юрц. 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 148, карта 64. — *D. cheilanthum* auct. non Fisch.: Невский, 1937, Фл. СССР, 7 : 162.

В Восточную Европу заходит из Сибири только в восточных районах Европейской Арктики (Югорский п-ов, восточная часть Большеземельской тундры; по р. Усе заходит в лесотундру).

15. *D. grandiflorum* L. — В Восточной Европе встречается только в культуре и изредка дичает.

Другая секция рода — *Diedropetala* Huth — представлена в Восточной Европе 4 видами, из которых 3 — *D. leiocarpum* Huth (Молдавия), *D. pallasii* Nevski (Крым) и *D. sergii* Wissjul. (Восточная Украина и юго-восток Европейской России) — очень близки друг к другу и могут быть отнесены к одному агрегату *D.* aggr. *fissum* Waldst. et Kit.; а 4-й — *D. puniceum* Pall. (юго-восток Европейской России и Хомутовская степь в Восточной Украине) более обособлен. Европейский *D. fissum* Waldst. et Kit. s. str. (= *D. hirsutum* Pers.) и кавказский *D. schmalhausenii* Albov (= *D. hybridum* Steph., non L.; D. *rossicum* Rouy) в Восточной Европе отсутствуют.

3. *Ficaria* Guett.

Наиболее широко распространенный в Восточной Европе (как и вообще в Европе) таксон этого рода, образующий клубеньки в пазухах стеблевых листьев и почти не образующий нормально развитых плодов, был известен под названием *F. verna* Huds. subsp. *bulbifera* A. et D. Löve (1961, Bot. Nat. (Lund) 114 : 52) или *F. bulbifera* (A. et D. Löve) Holub (1961, Preslia, 33 : 400), но позднее по номенклатурным соображениям это название было заменено на *Ranunculus ficaria* L. subsp. *bulbilifer* Lambinon (1981, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 51, 3—4 : 462). За типичный *Ficaria verna* (= *Ranunculus ficaria*) принимался не образующий клубеньков и обильно плодоносящий таксон, описанный из долины р. Оки как *F. stepporum* P. Smirn., но доходящий на западе до Британских о-вов. Однако виденный нами в Линнеевском гербарии в Лондоне единственный экземпляр *Ranunculus ficaria* (№ 715-12) имеет хорошо развитые клубеньки в пазухах листьев, и потому название *Ficaria verna* Huds. должно быть сохранено за видом, образующим клубеньки. Кроме этого вида в Восточной Европе представлены еще *F. stepporum* P. Smirn. и *F. calthifolia* Reichenb. (горный Крым и отчасти Причерноморье) с сильно укороченными стеблями, более крупными листьями розеток и цветками. У 2 последних видов 2n=16, тогда как у *F. verna* 2n=32, что делает очень вероятным происхождение *F. verna* от гибридизации *F. stepporum* × *F. calthifolia*. Гибридное происхождение *F. verna* подтверждается и почти полным переходом его к вегетативному размножению клубеньками, что позволило ему распространиться значительно севернее ареалов его непосредственных предков. Своеобразный способ прорастания семян *Ficaria* и особенности его цветков (более 5 лепестков-нектарников при 3 чашелистиках), на наш взгляд, делает вполне обоснованным выделение этого рода из *Ranunculus* L., хотя в литературе последнего времени эти роды часто объединяются.

4. *Ceratocephala* Moench

Хотя М. В. Клоков (1978) опубликовал обстоятельный обзор этого небольшого рода, включающего 10 видов, многие авторы до настоящего времени считают его монотипным или состоящим всего из 2 видов: *C. falcata* (L.) Pers. и *C. testiculata* (Crantz) Bess. (Черепанов, 1995 : 826). Наша обработка этого рода для «Флоры Восточной Европы» подтвердила данные Клокова. Оказалось, что в Восточной Европе представлены следующие 6 видов *Ceratocephala*.

1. *C. reflexa* Stev. 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21 : 268; Клок. 1978, Новости сист. высш. и низш. раст. (Киев) 1977 : 30.

Похож на мелкие экземпляры *C. testiculata*, но имеет более короткие носики плодиков (1.5—2.6 мм дл.), обычно почти равные остальной части плодиков, и зрелые плодики, легко отделяющиеся от цветоложа, немного вздутые и разносящиеся с помощью ветра, а не экзозоохорно, как у *C. testiculata*. Известен из Воронежской (окр. Павловска и Калача), Волгоградской, Астраханской и Оренбургской областей, а также из Средней Азии и Казахстана.

2. *C. glabra* (Beck.) Janisch. 1926, Изв. Краев. инст. изуч. Южно-Волж. обл. 1 : 6; Клок. 1978, Нов. сист. высш. и низш. раст. (Киев): 32.

Сходен с предыдущим видом, но плодики, как и все растение, совершенно голые. Мог бы быть принят за его разновидность, однако имеет значительно меньший ареал (левобережье нижней Волги, особенно в окр. оз. Эльтон).

3. *C. testiculata* (Crantz) Bess. (= *C. orthoceras* DC.).

Наиболее известный вид, распространенный в лесостепных и степных районах Европы и Юго-Западной Азии.

4. *C. incurva* Stev. 1848, Bull. Soc. Nat. Moscow. 21 : 269; Клок. 1978, Нов. сист. высш. и низш. раст. (Киев): 19.

Носики плодов в верхней части дуговидно согнутые и потому вид нередко отождествлялся со средиземноморским видом *C. falcata* (L.) Pers. Известен из окр. Волгограда, немногих пунктов Астраханской обл. и из Южного Крыма, а также из Средней и Юго-Западной Азии. Имеет 2n = 28 (у *C. testiculata* 2n = 14) и, вероятно, имел в прошлом гибридное происхождение: *C. testiculata* × *C. falcata*.

5. *C. leiocarpa* Stev. Bull. Soc. Nat. Moscow, 21 : 269; Клок. 1978. Нов. сист. высш. и низш. раст. (Киев): 22.

Сходен с предыдущим видом, плодики совершенно голые. Мог бы быть принят за его разновидность, но известен только из окр. Астрахани и из Туркмении. Отсутствие переходов между этими видами, как и между другими видами рода, вероятно, связано с наличием у них апомиксиса или самоопыления.

6. *C. platyceras* Stev. 1848, Bull. Soc. Nat. Moscow, 21 : 269; Клок. 1978. Нов. сист. высш. и низш. раст. (Киев): 18.

Наиболее близкий к средиземноморскому *C. falcata* вид, отличающийся от него менее согнутыми, но более широкими носиками плодиков, а от *C. incurva* — почти по всей длине согнутым носиком и обычно не возвышающимися над листьями плодами. Известен из немногих мест Южного Крыма, преимущественно в окр. Севастополя (Малахов курган и др.). Возможно, происходит от гибридизации занесенных в Крым в древнейшие времена из Греции или Италии или позднее во время обороны Севастополя 1855 года особей *C. falcata* с местным *C. incurva*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Европейские виды рода *Aconitum* L. // Бюл. Главн. бот. сада АН СССР. 1990. Вып. 158. С. 36—41.

Клоков М. В. Род рогоглавник в аспекте общей биологической дифференциации // Новости сист. высш. и низш. раст. (Киев) 1978 (1977). С. 7—73.

Малютин Н. И. Филогения и систематика рода *Delphinium* L. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 12. С. 1710—1722.

Морозюк С. С. Сем. *Ranunculaceae* // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 46—53.

Невский С. А. Род *Delphinium* L. // Фл. СССР. М.—Л., 1937. Т. 7. С. 99—183.

Пахомова М. Г. Род *Delphinium* L. // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент, 1972. Т. 3. С. 156—181.

Руденко С. С., Стефаник В. И. Новые виды и подвиды рода *Aconitum* L. во флоре Украины // Депонирована в Укр. НИИНТИ 4 IX 1985, № 2051. С. 1—7.

Фризен Н. В. Род *Delphinium* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 118—128.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Akeroyd J. R., Chater A. O. Genus *Aconitum* L. // In: Flora Europaea. Ed. 2. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 254—256.

Korshinsky S. Tentamen florae Rossiae orientalis // Mém. Acad. Sci. Pétersb. 1898. Vol. 7. N 1. P. 1—566.

Tutin T. G. Genus *Aconitum* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 211—213.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Санкт-Петербург

Получено 1 VII 1996

SUMMARY

The main results of systematic treatment of four genera (*Aconitum*, *Delphinium*, *Ficaria* and *Ceratocephala*) for the «Flora of the Eastern Europe» are presented. Nomenclature changes based on the modern literature and other sourses are introduced. The two new species, *Aconitum korshinskyi* Tzvel. and *Delphinium subcuneatum* Tzvel. are described. The new combination *Aconitum prutense* (Zapal.) Tzvel. is given. The two forgotten species, *Delphinium duhmbergii* Huth and *D. pubiflorum* (DC.) Turcz. ex Huth, are restored.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.26)

© Д. Д. Соколов, В. Б. Голуб

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

D. D. SOKOLOFF, V. B. GOLUB. FLORISTIC RECORDS IN THE KALININGRAD REGION

Приведены данные о 18 новых или редких видах для флоры Калининградской обл.

В августе 1995 г. авторы проводили геоботанические исследования на побережье Балтийского моря в Калининградской обл. В процессе работы выявлено несколько новых или редких для области видов. Все они отмечены на побережье моря или не далее 1—2 км от него. Несмотря на заметное число ботанических работ, посвященных этой территории, современная «Флора» Калининградской обл. отсутствует. Оценивая литературные данные о встречаемости тех или иных видов на этой территории, мы ориентировались в основном на заметно устаревшую «Флору Восточной и Западной Пруссии» (Abromeit et al., 1898—1940), конспект флоры Калининградской обл. Е. Г. Победимовой (1956), дополнения к нему (Андронова, Кученева, 1972; Гусев, 1974; Губарева, 1994, 1995) и «Флору европейской части СССР» (1974—1994). Звездочкой отмечены виды, не указанные для области ни в одной из перечисленных работ. Остальные виды относятся к 2 группам: 1) растения, указанные во «Флоре европейской части СССР» для всей Прибалтики, а в работах по Флоре Калининградской обл. отсутствующие; 2) виды, которые приводятся для территории области в некоторых старых работах, но не указываются для нее во «Флоре Европейской части СССР». Все цитируемые в работе образцы собраны авторами и хранятся в Гербарии Московского университета (MW).

**Acinos villosus* Pers. (*A. eglandulosus* Klok.). Багратионовский р-н, г. Ладушкин, на ж.-д. насыпи, 22 VIII 1995. Опр. Н. Н. Цвелев. Обычно этот вид не отличают от *A. arvensis* (Lam.) Dandy.

**Alisma juzepczukii* Tzvel. Багратионовский р-н, близ г. Мамоново, заболоченный берег Балтийского залива, 20 VIII 1995. Опр. Н. Н. Цвелев. Растение, встречающееся по берегам Балтийского моря и более крупных озер в пределах Северо-Запада России и Скандинавии (Цвелев, 1979а). Ранее этот вид не приводился ни для Калининградской обл., ни для стран Балтии.

**Alyssum desertorum* Stapf. Багратионовский р-н, г. Ладушкин, на ж.-д. насыпи, 22 VIII 1995. Опр. Н. Н. Цвелев.

Carex otrubae Podp. Багратионовский р-н, близ г. Мамоново, сырой луг по берегу Балтийского залива, 20 VIII 1995. Опр. Т. В. Егорова. Вид не указан для области Е. Г. Победимовой (1956), хотя по берегу Балтийского залива является весьма обычным растением.

**Chenopodium strictum* Roth. Багратионовский р-н, г. Ладушкин, на ж.-д. насыпи, 22 VIII 1995. Опр. М. С. Игнатов.

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. Багратионовский р-н, близ г. Мамоново, сырой луг по берегу Балтийского залива, 20 VIII 1995.

E. parvula (Roem. et Schult.) Bluff, Nees et Schauer. Багратионовский р-н, близ г. Мамоново, по берегу Балтийского залива, 20 VIII 1995; окр. г. Ладушкин, близ пос. Береговой, по берегу Балтийского залива, 21 VIII 1995. Опр. Т. В. Егорова. Как в окр. г. Ладушкин, так и в окр. г. Мамоново этот вид растет по берегу моря в массе, местами сплошь покрывая грунт. Цветущие растения не отмечены.

E. uniglumis (Link) Schult. subsp. *fennica* (Palla) Egor. Багратионовский р-н, близ г. Мамоново, сырой луг по берегу Балтийского залива, 20 VIII 1995; окр. г. Ладушкин, близ пос. Береговой, заболоченный берег Балтийского залива, 21 VIII 1995.

Хотя упомянутые 3 вида *Eleocharis* не редки в Прибалтике, они не приводятся для Калининградской области Победимовой (1956).

Galeopsis angustifolia Ehrh. ex Hoffm. Зеленоградский р-н, между г. Зеленоградск и ст. Сокольники-1, вдоль ж.-д. полотна, 15 VIII 1995; Багратионовский р-н, г. Ладушкин, на ж.-д. насыпи, 22 VIII 1995. Этот вид стал отмечаться в области лишь в последнее время (Губарева, 1995). По нашим данным, он является здесь одним из обычных растений железнодорожных насыпей.

Galium triflorum Michx. Багратионовский р-н, окрестности г. Ладушкин, берег Балтийского залива близ пос. Береговой, широколиственный лес на крутом склоне к морю, 21 VIII 1995. Растение не указано для территории области ни J. Abromeit с соавт. (1898—1940), ни Е. Г. Победимовой (1956). В соседней Литве вид не отмечен, хотя произрастание его здесь вероятно (*Lietuvos*..., 1976). Наши находки приурочены к юго-западной границе ареала этого растения. Отметим, что в указанном местонахождении *G. triflorum* встречен вместе с *Fagus sylvatica* L.

Hieracium laevigatum Willd. s. str. Багратионовский р-н, окр. г. Ладушкин, берег Балтийского залива близ пос. Береговой, широколиственный лес на крутом склоне к морю, 21 VIII 1995. Опр. А. Н. Сенников. Вид приводится для области многими авторами, понимавшими его в широком объеме. Р. Н. Шляков (1989) не указывает *H. laevigatum* s. str. для Прибалтики.

**Hylandra* × *suecica* (Fries) A. Löve (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. × *Cardaminopsis arenosa* (L.) Hayek). Зеленоградский р-н, ст. Сокольники-1, вдоль ж.-д. полотна, 15 VIII 1995. Опр. Н. Н. Цвелев.

**Rubus* × *pseudidaeus* (Weihe) Nees (*R. caesius* L. × *R. idaeus* L.). Зеленоградский р-н, окр. пос. Янтарный, близ с. Синявино, опушка широколиственного леса, 18 VIII 1995. Опр. Л. С. Красовская. Этот гибрид впервые для данной территории приводит J. Abromeit с соавт. (1898—1940).

Rumex conglomeratus Murr. Багратионовский р-н, окр. г. Ладушкин, берег Балтийского залива близ пос. Береговой, опушка широколиственного леса, 21 VIII 1995. Приводится для территории области Abromeit с соавт. (1898—1940) и Победимовой (1956), но не указан для нее во «Флоре Восточной Европы» (рукопись этого тома любезно продемонстрировал нам Н. Н. Цвелев).

Sonchus palustris L. В 3 км к западу от г. Светлогорск, в месте выхода грунтовых вод на крутом склоне по берегу Балтийского моря, 17 VIII 1995. Растение отмечалось нами также и в Багратионовском р-не. Приводится для территории области как J. Abromeit с соавт. (1898—1940), так и Е. Г. Победимовой (1956). Т. И. Заиконникова (1989) указывает *S. palustris* в Прибалтике только по литературным данным и только для Литвы.

Sorbus intermedia (Ehrh.) Pers. Зеленоградский р-н, 1.5 км к юго-западу от г. Зеленоградск, перелесок в междюнном понижении, 15 VIII 1995. Опр. Н. Н. Цвелев. Растение, ускользающее из культуры.

**Zannichellia major* Boenn. ex Reichenb. Зеленоградский р-н, берег Балтийского моря в 4.5 км к западу-северо-западу от г. Приморск, обрывки растений, плавающие в море, 19 VIII 1995. В пределах европейской части бывшего СССР вид отмечен в Эстонии и на юге Украины (Цвелев, 1979б).

Z. palustris L. sensu Tzvel. (*Z. polycarpa* auct.). Багратионовский р-н, окр. г. Ладушкин, близ пос. Береговой, лужа в тростниковых зарослях по берегу Балтийского залива, 21 VIII 1995.

Большинство приведенных нами видов широко распространены в Прибалтике, отсутствие их указаний для Калининградской обл. связано, видимо, с недостаточной ее флористической изученностью. Особенно это касается юго-западной части области (Багратионовский р-н). Из 18 перечисленных видов 12 найдено именно здесь, хотя балтийское побережье в пределах Зеленоградского р-на было обследовано нами примерно с той же степенью детальности.

Авторы благодарны Т. В. Егоровой, М. С. Игнатову, Л. С. Красовской, В. Н. Тихомирову и Н. Н. Цвелеву за помощь в определении материала и полезное обсуждение.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований РАН (проект № 95-04-11-007А).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова Н. Н., Кученева Г. Г. Заметки по флоре Калининградской области // Зап. Калининградск. отд. Геогр. о-ва. 1972. Вып. 1. С. 141—160.

Губарева И. Ю. Флора Вислинской косы: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1994. 150 с.

Губарева И. Ю. Флористические находки на Вислинской косе (Калининградская область) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 113—116.

Гусев Ю. Д. Новые данные по адвентивной флоре Калининградской области // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 10. С. 1458—1460.

Заиконникова Т. И. Род 20. Осот — *Sonchus* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 114—120.

Победимова Е. Г. Состав, распределение по районам и хозяйственное значение флоры Калининградской области // Тр. Бот. инст. АН СССР. 1955 (1956). Сер. 3 (геобот.). Вып. 10. С. 225—329.

Флора европейской части СССР. Л., Т. 1. 1974. 404 с.; Т. 2. 1976. 236 с.; Т. 3. 1978. 258 с.; Т. 4. 1979. 356 с.; Т. 5. 1981. 322 с.; Т. 6. 1987. 255 с.; СПб., Т. 7. 1994. 319 с.; Т. 8. 1989. 412 с.

Цвелев Н. Н. Сем. 157. *Alismataceae* Vent. — Частуховые // Флора европейской части СССР. Л., 1979а. Т. 4. С. 156—167.

Цвелев Н. Н. Сем. 164. *Zannichelliaceae* Dumort. — Цаникеллиевые // Там же. 1979б. С. 194—198.

Шляков Р. Н. Род 32. Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 140—300.

Abromeit J., Neuhoff W., Steffen H. Flora von Ost- und West-Preussens. Koenigsberg, 1898—1940. 959 S.

Weber H. E. Revision der Sektion *Corylifolii* (Gattung *Rubus*, *Rosaceae*) in Skandinavien und im nordlichen Mitteleuropa // Sonderbande des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, T. 4. Hamburg—Berlin, 1981. S. 1—229.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
Институт экологии Волжского бассейна
Тольятти

Получено 29 IV 1996

SUMMARY

New data on the distribution of 18 plant species in Kaliningrad region are presented. Of them *Rubus lagerbergii* Lindeb. has not been previously found in the former USSR.

УДК 581.522.6 : 582.475.2(575.65) Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 12

© О. А. Мочалова

О НОВОМ МЕСТОНАХОЖДЕНИИ *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*) НА КРАЙНЕМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

O. A. MOCHALOVA. ON THE NEW LOCATION OF *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*) IN THE EXTREME NORTH-EAST ASIA

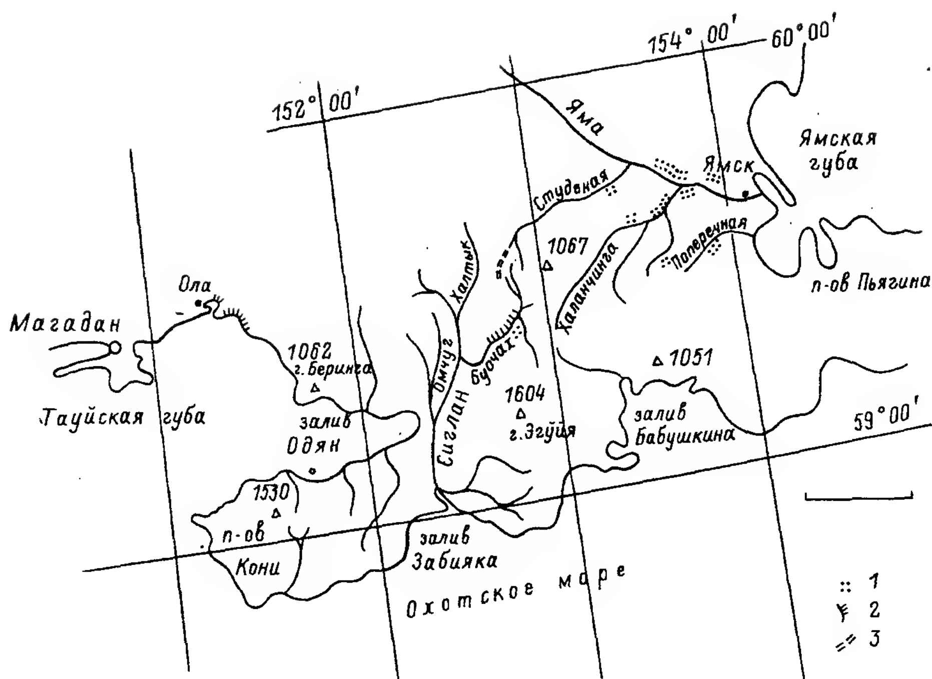
Сообщается о новом реликтовом местонахождении *Picea obovata* в пойме р. Буочах (приток р. Сиглан, бассейн залива Забияка Охотского моря; 59°25′ с. ш., 152°45′ в. д.). Здесь *P. obovata* произрастает на северо-восточном пределе своего распространения в 600—700 км от основного ареала и в 70 км от «Ямского елового острова». Приведено описание старопойменного лиственничника с участием ели, а также остепненных сообществ и осинников, расположенных здесь же на южных приречных склонах р. Буочах. Обсуждается реликтовая природа этих сообществ.

Реликтовые комплексы видов флоры Североохотского побережья с той или иной степенью подробности описаны А. П. Хохряковым (1976, 1979, 1989), однако это никак не уменьшает интереса к данной теме. В Магаданской обл. одним из рефугиумов, в котором нашли убежище многие реликты долинно-лесной флоры, является бассейн нижнего течения р. Яма. Здесь, в Ямском «еловом острове», распространены лиственничники с участием ели сибирской *Picea obovata* Ledeb., произрастающей дизъюнктивно на своем северо-восточном пределе распространения. Этот единственный в северной Охотии небольшой по площади район, где от прежних геологических эпох сохранилось вечнозеленое хвойное дерево, оторван от ближайших местонахождений ели на Охотском побережье (южнее мыса Нагдан, 58°30′ с. ш.) на 600—650 км, от западной границы основного ареала (бассейн р. Юдомы) на 700 км, а от камчатских ельников из *Picea ajanensis* — более чем на 500 км. На всем пространстве в несколько миллионов гектар между Ямским изолятом и основным ареалом нет ни одного деревца *P. obovata* (Стариков, 1958; Berkutenko, 1995).

Несмотря на то что о существовании Ямского елового острова известно давно (первые достоверные упоминания о произрастании ели в окр. Ямска относятся к прошлому веку (Булычев, 1856), а первые гербарные сборы сделаны П.А. Казанским в 1913 г.), изученность его крайне недостаточна. Конкретные описания нескольких участков леса с участием ели и имевшиеся на тот период сведения о распространении ели опубликованы В. Н. Васильевым (1939, 1945), З. М. Науменко (1964), А. В. Шаткаускасом и Н. Г. Волобуевой (1983). Некоторые итоги работы Приморской лесоустроительной экспедиции в бассейне р. Ямы опубликованы В. А. Розенбергом и В. Н. Дюкаревым (1986). Флоре и растительности Ямского участка Магаданского заповедника посвящена работа А. Н. Беркутенко, В. Б. Докучаевой и А. Н. Полежаева (1989).

В Ямском еловом острове ель не образует сколько-либо значительных лесных массивов со своим преобладанием. Распространение ее имеет диффузно-очаговый характер среди долинных лиственничных и чозениево-тополевых лесов и, в меньшей степени, на пологих склонах долины среди лиственнично-каменноберезовых лесов и стланниково-ерниковых лиственничников. Леса с участием *P. obovata* занимают наибольшие площади на переходных (редко заливаемых) и незаболоченных надпойменных террасах, где ель нередко выходит в первый ярус и согосподствует с лиственницей. Древостои с максимальным участием ели встречаются в виде куртин и полос на слабо выпуклых конусах выноса малых ручьев, перекрывающих надпойменные террасы. В целом, леса с участием ели являются в Северной Охотии наиболее сложными по составу и строению лесными фитоценозами (Розенберг, Дюкарев, 1986; Беркутенко и др., 1989).

Науменко (1964) указывает, что, по опросам местных жителей, ель встречается в верховьях р. Сиглан, но это, по мнению автора, требует подтверждения. Более конкретная устная информация о местонахождении ели была получена нами от



Расположение очагов реликтовых сообществ на юге Магаданской области.

1 — очаги распространения ели, *2* — рефугиумы ксерофитных сообществ, *3* — древняя речная долина. Масштабная линейка — 30 км.

работников госпромхоза «Юбилейный» В. В. Бобко, А. М. Авдонина и А. П. Шандобрина. В результате полевых работ в августе 1995 г. на р. Буочах, левом притоке р. Сиглан, обнаружен Сигланский лиственнично-еловый массив, отделенный от всех известных ранее 10 очагов произрастания ели в Ямском еловом острове водоразделом и находящийся от него более чем в 70 км на юго-запад (см. рисунок). Никаких публикаций об этом уникальном массиве не существовало, поэтому считаем уместным дать подробную характеристику нового форпоста *P. obovata* на крайнем Северо-Востоке Азии.

Р. Буочах находится на границе Кони-Пьягинского магматогенного поднятия и Тауйско-Ланковского вулканогенного прогиба, имеет голоценовую пойму на коренном ложе и верхнечетвертичные надпойменные террасы каргинского возраста. Правый борт долины сложен гранодиорит-гранитными интрузивными образованиями, среди которых имеются единственные в районе выходы вулканомиктовых песчаников береговой свиты. Протяженность выходов около 700 м, высота до 10 м, мощность не превышает 100 м. По геоморфологическим данным, истоком р. Студеной, в нижнем течении которой находятся несколько очагов произрастания ели в пределах Ямского о-ва, ранее являлся ручей Новый, ныне впадающий в Буочах. В этом месте между реками Буочах и Студеная наблюдается речной вершинный перехват; здесь сейчас существует сквозная долина с небольшими непроточными озерками, вытянутыми в цепочку.

Пойменный лиственничник с участием ели расположен на левом берегу р. Буочах в 20 км от ее впадения в р. Сиглан (59°25′ с. ш., 152°45′в. д., около 150 м над ур. м.). Он занимает тыловую часть старой поймы и окружен на этом уровне закустаренными лугами и лиственничниками кустарниково-злаково-разнотравными, хвощово-разнотравными и кустарничково-зеленомошными, тогда как более низкие уровни поймы заняты густыми лиственнично-чозениевыми, ивово-чозениевыми с тополем и лесами

с травянистым напочвенным покровом. Старая пойма на р. Буочах практически вышла из пойменного режима, но сохраняет в своем строении пойменные черты: мозаичность растительного покрова, его высокую продуктивность и неразвитость почвенного профиля. В целом для нее характерны смешанные древостои с весьма неравномерным распределением растительности разных ярусов, богатые по флористическому составу. В закустаренном пойменном лиственничнике с елью древостой разновозрастный и многоярусный, причем ярусность выражена нечетко. Ель входит в него в качестве примеси в количестве 1, изредка 2 ед., и в 1-й ярус, как правило, не выходит. Она имеет густую узкую конусообразную, нередко однобокую крону, сучья начинаются почти от земли, средняя высота елей 8—10 м при диаметре ствола 12—15 см. Сомкнутость древостоя 60—70 %, высота 12—15 м, в нем единично присутствуют чозения и ива удская. Подрост чозении и тополя отсутствует, хорошо развит разновозрастный многочисленный подрост лиственницы и ели. Ель в нем менее обильна, чем лиственница, произрастает небольшими группами, ее подрост жизнеспособен, однако многие деревца высотой около 1—1.5 м обкусаны лосем, а около трети более высоких экземпляров имеют по этой же причине несколько вершин, из которых в дальнейшем только одна получает преимущественное развитие. Разнообразен и обилен кустарниковый ярус, проективное покрытие которого 60 %. В 1-м ярусе подлеска высотой 1—1.5 м преобладает *Betula extremiorientalis*,[1] обычны *Salix bebbiana* и *S. krylovii*, единично встречаются *S. pseudopentandra* и *S. schwerinii*, *Betula divaricata*. Между группами высокорослых кустарников хорошо развит 2-й ярус подлеска высотой 0.4—0.7 м, в котором преобладают *Pentaphylloides fruticosa* и *Lonicera caerulea*, обычны *Spiraea stevenii*, *Rosa amblyotis*, *Juniperus sibirica* и низкорослая березка *Betula divaricata*.

Травяно-кустарничковый и напочвенный ярусы имеют мозаичную структуру. Наибольшую площадь занимают разнотравные участки с полидоминантной и многоярусной структурой, для которых характерны *Thalictrum kemense*, *Filipendula palmata*, *Equisetum arvense*, *Geranium erianthum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Festuca altaica*, *Chamerion angustifolium*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex pallida*, *Hedysarum hedysaroides*, *Solidago spiraeifolia*, *Galium boreale*, *Veratrum oxysepalum* и др. Высота травостоя около 50 см, сомкнутость 90—100 %. Напочвенный покров, развитый пятнами, образован *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum*; проективное покрытие около 10 %. Для кустарничково-зеленомошно-мертвопокровных участков с более загущенным и менее высоким древостоем характерно доминирование либо *Ledum decumbens*, либо *Empetrum nigrum*, на фоне которых достаточно равномерно мелкими пятнами растут *Vaccinium vitis-idaea* и *V. uliginosum*, *Equisetum arvense*, а также *Hedysarum hedysaroides*, *Carex pallida*, *Geranium erianthum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum pratense*, *Chamerion angustifolium*, *Ranunculus monophyllus*, *Rubus arcticus*. Покрытие зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium turgidum*) достигает 40 %, изредка небольшими пятнами встречаются лишайники родов *Peltigera*, *Cladina*. Ближе к бровке увеличивается разнообразие состава кустарникового яруса, уменьшается высота и увеличивается сомкнутость древостоя.

Как отдельные взрослые деревья ели, так и ее редкий подрост встречаются в кедровостланиковых лиственничниках кустарничково-мертвопокровных, кустарничково-зеленомошных на высокой надпойменной террасе и ее склоне. В них ель не выходит в 1-й ярус и не превышает 6—7-метровой высоты, а ее подрост угнетен. Местами на склоне надпойменной террасы имеются поляны, на которых часто можно видеть отдельные взрослые ели высотой более 10 м, т. е. наиболее крупные в Сигланском ельнике. Эти злаково-разнотравные лужайки приурочены к местам с проточным увлажнением, куртинами на них растут кустарники (*Rosa amblyotis*, *Salix*

---

[1] Названия видов сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981) с частичными коррективами по изданию «Сосудистые...» (1985—1991). Отдельные определения сделаны или выверены монографами — Н. С. Пробатовой (*Poaceae*), А. К. Скворцовым (*Salix*), П. Ю. Жмылевым (*Saxifraga*); при обработке гербарных материалов и написании статьи большую помощь оказали М. Г. Кузнецова и А. Н. Беркутенко.

bebbiana, *Juniperus sibirica*), а в травостое преобладают *Festuca altaica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Allium schoenoprasum*, *Luzula sibirica*, *Fimbripetalum radians*, *Veratrum oxysepalum*, *Iris setosa*, а также растут *Melica nutans* и *Clematis fusca*, считающиеся дифференциальными видами Ямского елового острова.

Оторванные от основного ареала Ямский изолят и обнаруженный Сигланский ельник являются отголоском далеких геологических эпох, когда хвойные леса занимали все широты от Восточно-Сибирского до Охотского моря. Начиная с палеогена, когда в Охотии господствовали хвойные и хвойно-широколиственные леса богатого флористического состава, историю флоры севера Дальнего Востока можно кратко описать как процесс ее неуклонного оскуднения на фоне не столь резких, как в других областях Сибири, климатических колебаний. Темнохвойные леса постепенно сменялись светлохвойными лиственничниками, широко распространялись сфагновые мари и тундровые ценозы, ельники сохранялись лишь островками по долинам рек (Баранов, Бискэ, 1964; Хохряков, 1976, 1979; Абрамова, 1978). Вероятно, при значительных перестройках климата и рельефа именно в поймах складывались условия для существования флористических рефугиумов, т. е. особый микроклимат, зависящий от гидрогеологического режима, характера подстилающих пород и геоморфологических особенностей местности. Так, ель на крайнем Северо-Востоке может нормально существовать только в пределах поймы, спускаясь на нижние уровни по мере врезания русла. Естественное расселение ее в пределы окружающих ландшафтов, за исключением единичных местообитаний в распадках склонов, невозможно в силу неблагоприятных условий субстрата, таких как мерзлота или избыточное увлажнение, а также из-за горного рельефа. Но в то же время именно горы защищают долины рек Буочах и Яма от охлаждающего влияния моря.

В. Н. Васильев (1945) считает, что связи Ямского елового острова с юго-западной частью ареала проходили не по территории Охотского побережья, современный горный рельеф которого не благоприятствует этому, а по территории погруженного материкового шельфа. Разрывы ареала ели произошли в послеледниковое время, совпавшее со второй анадырской трансгрессией, когда нарушились материковые связи между различными частями Охотии. Наши данные позволяют предположить, что одним из путей, по которым ель выходила в прежние эпохи на побережье, является долина р. Сиглан и прилегающая к ней с запада низкогорная часть п-ова Кони. Об этом свидетельствуют как геоморфологические (см. выше), так и флористические данные.

Флористический комплекс мезофитных реликтов слагается в северной Охотии видами с основной областью распространения в южной части Дальнего Востока от Приморья до Камчатки. Именно на п-ове Кони широко представлен целый ряд курило-камчатских, камчатско-североамериканских, охотско-маньчжурских видов, например *Cryptogramma acrostichoides*, *Vahlodea flexuosa*, *Danthonia riabuschinskii*, *Maianthemum dilatatum*, *Dactylorhiza aristata*, *Ranunculus subcorymbosum*, *Anemonoides debilis*, *Lonicera chamissoi*, *Pennellianthus frutescens*, *Senecio cannabifolius* и др., большинство из которых в области встречаются редко. В подходящих сообществах на п-ове Кони (в каменноберезняках и на высокотравных лугах) эти виды являются массовыми. Флора пойменных лесов рек бассейна р. Сиглан и северо-востока п-ова Кони обогащена как неморальными, так и бореальными, в том числе темнохвойно-таежными видами (*Maianthemum bifolium*, *Ranunculus monophyllus*, *Luzula rufescens*, *Viola epipsiloides*, *Coptis trifolia*, *Carex pallida*, *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia obtusata*, *Impatiens noli-tangere*, *Moehringia lateriflora*, *Linnaea borealis*, *Huperzia selago*, *Adoxa moschatellina*, *Anemonidium dichotomum*, *Clematis fusca*, *Matteuccia struthiopteris*, *Melica nutans*). Последние 4 вида, встречающиеся в области в изолированных местообитаниях за пределами основного ареала, являются неоспоримыми реликтами. Флора долинно-лесного комплекса этой территории при сравнении с лесной флорой южной Охотии и даже юга Дальнего Востока обнаруживает удивительную общность, хотя в целом на североохотском побережье из-за охлаждающего влияния моря и

развития мерзлоты под пологом лесов, в особенности лиственничников, доминируют гипоарктические комплексы.

Ксерофитно-степная флора в океанических районах Колымского нагорья также имеет реликтовый характер, хотя появилась здесь сравнительно недавно, непосредственно перед ледниковым периодом или в одно из межледниковий, значительно усилив свои позиции в криоаридные фазы плейстоцена. Она связана своим происхождением с областями развития криоксерофитных флор Якутии и южной Сибири. По речным долинам, где в эпохи похолоданий находили убежище отдельные представители этих флор, попали на Охотское побережье из континентальных районов Колымского нагорья *Dracocephalum palmatum*, *Orostachys spinosa*. В позднем плейстоцене существовала также полоса криоксерофитной перигляциальной растительности, часть характерных элементов которой сохранилась на приморских склонах Охотского побережья, к примеру центральноазиатский вид *Caragana jubata*. Тогда речные долины охотского бассейна являлись местом пересечения миграционных путей ксерофитных флор (Хохряков, 1976, 1983; Юрцев, 1981, 1986).

В целом, местонахождение ксерофитно-степных сообществ на склонах речных долин характерно для континентальных районов Колымского нагорья, тогда как в океанических районах подобные сообщества приурочены к приморским склонам южной экспозиции. Тем интереснее скопление нагорно-ксерофитной растительности на правобережье р. Буочах, на южных склонах в 10—30 км от устья в непосредственной близости от обнаруженных ельников. Они замечательны тем, что, существуя в Прибрежно-Охотском р-не, расположены на приречных склонах и находятся более чем в 60 км на восток-северо-восток от ближайшего рефугиума на северном берегу залива Одян. На бортах долины р. Буочах можно выделить 2 типа местообитаний: обрывистые склоны высотой до 20 м в районе выхода песчаников и крутые щебнистые осыпи, самая крупная из которых достигает 150-метровой высоты.

В районе выхода песчаников наиболее интересными являются несомкнутые остепненные группировки по узким осыпям и останцам. В травяном покрове, проективное покрытие которого около 10 %, преобладают дерновинные, подушковидные и суккулентные растения: доминируют *Calamagrostis korotkyi*, *Artemisia lagopus*, *Potentilla nivea* s. l., *Saxifraga kolymensis*, *Festuca rubra*, *Oxytropis ochotensis*; обычными являются *Astrocodon expansus*, *Dracocephalum palmatum*, *Polygonum riparium*, *Allium strictum*, *Festuca altaica*, *Carex vanheurckii*, *Tephroseris integrifolia*, *Tanacetum boreale*, *Androsace septentrionalis*, *Saxifraga cherlerioides*, *Sedum cyaneum*, *S. kamtschaticum*, *Silene repens*; гораздо более редки *Bupleurum triradiatum*, *Orostachys spinosa*, *Gypsophila violacea*, *Draba cana*, *D. cinerea*, *D. hirta*, *Arenaria capillaris*, *Pulsatilla multifida*, *Selaginella rupestris*, *Scorzonera radiata*, *Artemisia leucophylla*, *Caragana jubata*. Последний вид интересен тем, что в Магаданской обл. находится северо-восточный предел распространения этого центральноазиатского растения. Р. Буочах является для караганы и горноколосника новым местонахождением в Охотии.

На мелкощебнистых (гравийных) осыпях между выходами породы обычным видом является *Populus tremula*, образующий на делювии в нижних частях склонов осиновые рощи шиповниково-злаково-разнотравные или осинники с участием кедровника кустарниково-разнотравные, кустарничково-разнотравно-мертвопокровные. В них наряду с типичными ксерофитами (*Artemisia lagopus*, *Saxifraga kolymensis*, *Poa botryoides*) обычны мезофиты (*Hedysarum hedysaroides*, *Chamerion angustifolium*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex pallida*, *Atragene ochotensis*). Для осинников характерно куртинно-групповое развитие кустарников (*Juniperus sibirica*, *Rosa amblyotis*, реже *R. acicularis*, *Rubus sachalinensis*), на участках с кедровым стлаником изредка встречаются старые отдельно стоящие лиственницы. Осинники на Колымском нагорье, несмотря на небольшое участие собственно степных видов, считаются спутниками степных сообществ и образуют на склонах вместе с последними своеобразные «осиновые лесостепи» (Хохряков, 1983).

Другой тип местообитаний — высокие щебнистые склоны, расположенные выше

по течению р. Буочах. Флористически щебнистые склоны весьма нерезко ограничены от описанных остепненных группировок, но их особенностью является то, что наряду с нагорно-ксерофитными присутствуют виды каменистых высокогорий, являющиеся аспектирующими. Осина постепенно исчезает, уступая место кедровому стланику. В нижней и средней частях склонов это отдельные кусты на осыпи, в верхней трети — разреженные заросли. Наземный покров несомкнутый, кроме уже упоминавшихся *Calamagrostis korotkyi*, *Artemisia lagopus*, *Saxifraga kolymensis*, *Dryopteris fragrans*, *Astrocodon expansus*, *Polygonum riparium*, *Allium strictum*, *Carex globularis*, *C. vanheurckii*, *Sedum cyaneum*, *Silene repens*, *Viola biflora*, *Scorzonera radiata*, появляются виды щебнистых и высокогорных местообитаний: *Ermania parryoides*, *Dicentra peregrina*, *Hierochloë alpina*. Куртинами, тяготеющими к стланиковым участкам, произрастает *Polytrichum piliferum*, бросается в глаза обилие рогатиковых грибов (сем. *Clavariaceae*). За пределы приречных склонов на правобережье нагорно-ксерофитная растительность не выходит.

Многочисленные ручьи, впадающие справа в р. Буочах, имеют в нижнем и среднем течении хорошо врезанную долину корытообразной формы. По их склонам, тяготея к участкам южной и юго-западной экспозиции, а также практически по всем приустьевым участкам расположены сухие разнотравные, злаково-разнотравные луга, местами со следами очень старых пожарищ. На них растут отдельные кусты *Rosa amblyotis*, *Pentaphylloides fruticosa* (могут образовывать куртины), *Juniperus sibirica* и изредка *Pinus pumila*. В травостое высотой до 0.5 м и с 80 %-м проективным покрытием доминируют *Festuca altaica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex pallida*, *Geranium erianthum* и *Tanacetum boreale*; обычны *Antennaria dioica*, *Sedum purpureum*, *Poa botryoides*, *Erysimum hieracifolium*, *Galium boreale*, *Carex globularis*, *C. vanheurckii*, *Festuca ovina*, *Artemisia arctica*, *Chamerion angustifolium*, *Astrocodon espansus*, *Aconitum delphinifolium*. Диффузно разбросаны незадернованные и зеленомошно-лишайниковые участки с *Ledum decumbens* или *Vaccinium vitis-idaea*, занимающие 10—20 % общей площади.

В целом, флора и растительность на р. Буочах достаточно своеобразна и заслуживает детального изучения. В пределах ее водосбора преобладают сфагновые, морошково-сфагновые редколесья и сухие кустарничково-лишайниковые, кустарничково-копеечниковые лиственничники с кедровым стлаником. По склонам гор обычны заросли кедрового стланика, в поймах — тополево-чозениево-ивовые, лиственнично-чозениевые леса и закустаренные луга. Из особенностей необходимо отметить такие, как обилие видов континентального склада (кроме упоминавшихся, это *Gentianopsis barbata*, *Petasites frigidus*, *Armeria maritima*, *Acetosa lapponica* (*Rumex acetosa* subsp. *lapponicus*), *Sorbus sibirica*) и отсутствие некоторых типичных для окрестностей приморских видов — *Sorbus sambucifolia*, *Pennelianthus frutescens*. На прилегающих территориях обычны осоково-пушициевые (*Carex lugens*, *Eriophorum vaginatum*) кочкарники с озерами со сплавинами, как типичными сабельниково-осоковыми (*Comarum palustre*, *Carex rariflora*, *C. rhynchophysa*, *C. vesicata*, *Menyanthes trifoliata*), так и с богатой водной и прибрежно-водной флорой, где вместе с вышеперечисленными видами растут *Nymphaea tetragona*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Pedicularis kolymensis* и *Ranunculus pallasii*.

В заключение необходимо отметить, что обилие и пестрый состав реликтов, соседство в непосредственной близости фитоценозов, характерных для северного и южного вариантов таежной и даже тундровой зоны, свидетельствуют о необходимости рассматривать этот рефугиум долинно-лесной и ксерофитно-степной флоры как один из ключевых участков при изучении генезиса флоры Северной Охотии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. А. О генетической связи «охотской» и «маньчжурской» флор // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1978. С. 83—90.

Баранов Ю. П., Бискэ С. Ф. Северо-Восток СССР. М., 1964. 266 с.

Беркутенко А. Н., Докучаева В. Б., Полежаев А. Н. Флора и растительность заповедника «Магаданский». Вып. 1. Североохотская часть. Магадан, 1989. 57 с.

Булычев И. Путешествие по Восточной Сибири. Часть 1. Якутия. Охотский край. СПб., 1856. 297 с.

Васильев В. Н. Эндемы охотской флоры // Юбилейный сборник, посвященный В. Л. Комарову. М.—Л., 1939. С. 29—32.

Васильев В. Н. Сибирская ель (*Picea obovata* Ldb.) на севере Охотского побережья // Изв. ВГО. 1945. Т. 77. Вып. 5. С. 293—298.

Науменко З. В. Picea obovata Ldb. на крайнем северо-восточном пределе ареала // Бот. журн. 1964. Т. 49. Вып. 7. С. 1008—1013.

Розенберг В. А., Дюкарев В. Н. Ель сибирская в заповеднике «Магаданский» и задачи ее изучения // Современное состояние и перспективы научных исследований в заповедниках Сибирн. Тез. докл. Всесоюз. совещания, Новосибирск. М., 1986. С. 102—104.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1—6. Л., СПб., 1985—1992.

Стариков Г. Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. 222 с.

Хохряков А. П. Реликтовые элементы флоры Колымского нагорья и прилегающей части Охотии в пределах Магаданской области // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1564—1578.

Хохряков А. П. Убежища мезофильных реликтовых элементов флоры на севере Охотского побережья и в бассейне верхнего течения Колымы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 84—97.

Хохряков А. П. Степная флора в бассейне Колымы // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М., 1983. С. 218—232.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 396 с.

Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шаткаускас А. В., Волобуева Н. Г. Фитоценотические и почвенные особенности сообществ ели сибирской на Северо-Восточном пределе ее ареала // Биологические проблемы Севера. Тез. X Всесоюзн. симпоз. Магадан, 1983. Ч. 1. С. 171—172.

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск, 1981. 168 с.

Юрцев Б. А. Метаберингия и криоксеротермическне этапы истории ее растнтельного покрова // Комаровские чтения, Вып. 33. Владивосток, 1986. С. 3—53.

Berkutenko A. Dendroflora of Magadan Region // Managing Forests to Meet Peoples' Needs. Proceedings of the 1994 Society of American Foresters / Canadian Institute of Forestry Convention, Anchorage, 1994. Bethesda, 1995. P. 448—452.

Институт биологических проблем
Севера ДВО РАН
Магадан

Получено 2 XI 1995

SUMMARY

A new north-eastern location of the Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) is described. It is found in Buochakh river valley (59° 25'N, 152° 45'E) in the basin of the Siglan river and is more than 600—700 km distant from the main spruce area and about 70 km from the Jama river basin, where well known isolated spruce refugium is situated. *Picea obovata* is a component of valley larch forests. The information on the xerophytic communities and aspen groves growing closely to larch-spruce forest is given. Author discusses the relic origin of these refugia.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.12.087.9

© Г. Г. Романов, В. Я. Костяев

МОДИФИКАЦИЯ АЦЕТИЛЕНОВОГО МЕТОДА ИЗМЕРЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АЗОТФИКСАЦИИ В ТУНДРЕ

G. G. ROMANOV, V. Ya. KOSTYAEV. MODIFICATION OF ACETHYLENE METHOD FOR MEASUREMENT OF BIOLOGICAL NITROGEN FIXATION IN TUNDRA

Предложено устройство и описан способ его использования при измерениях интенсивности биологической азотфиксации травянистых растений в условиях тундровой зоны. Показаны преимущества предлагаемой модификации ацетиленового метода по сравнению с описанными в литературе.

В настоящее время разработан ряд модификаций ацетиленового метода определения интенсивности биологической азотфиксации в полевых условиях (Balandreau, Dommergues, 1973; Dart et al., 1973; Hardy et al., 1973; Stutz, Bliss, 1975; Умаров, 1976, 1986; Егоров, 1979; Посыпанов, 1983; Волкогон, 1984; Умаров и др., 1984). Для этой цели применяется диффузионный метод, при котором поверхность почвы с растениями накрывается прозрачным газонепроницаемым колпаком, под который вводятся карбид кальция с водой и пропан.

В 1986 г. при использовании этого метода в условиях Большеземельской тундры с господствующими здесь низкими температурами была выявлена невозможность его применения. Прежде всего это связано с резким повышением температуры под колпаком в результате экзотермической реакции карбида с водой. Так, в опыте с азотфиксирующим лишайником *Peltigera rufescens* (Weis.) Humb. при температуре почвы 0 °С в сосуде, куда помещался карбид с водой, температура за 5 мин поднималась на 10 °С по сравнению с сосудом, в который вводился ацетилен. Повышение температуры увеличивало интенсивность азотфиксации через 30 мин в 32 раза, а через 90 мин в 30 раз по сравнению с ее интенсивностью при 0 °С.

Вследствие указанных причин в 1987 г. мы использовали другую модификацию диффузионного метода, при котором нитрогеназная активность определялась в газонепроницаемых сосудах фиксированной емкости (Hardy et al., 1973). В этом случае ацетилен, перед введением его в сосуд с образцом, получали из карбида. Однако у этого метода имеется недостаток: иногда образовавшийся этилен концентрируется в почвенных порах, не полностью выходя в газовую фазу над образцом, откуда берутся газовые пробы. Это может привести к занижению данных по интенсивности фиксации азота (Волкогон, 1984; Умаров и др., 1984).

С целью преодоления несовершенства диффузионного метода используются две его модификации. Первый способ заключается в принудительной многократной продувке ацетилена через почвенный образец в замкнутом сосуде (Умаров и др., 1984). Возможным недостатком этого способа может быть повышенное давление в течение всего опыта. При использовании второго способа ацетилен вводится в почву, накрытую цилиндром, в количестве, зависящем от ее пористости (Волкогон, 1984). К сожалению, автор не приводит сравнительных данных по преимуществу этого способа.

Для определения интенсивности азотфиксации в полевых условиях при минималь-



Рис. 1. Общий вид прибора.

ных нарушениях целостности исследуемой системы «почва—растения» мы использовали устройство, представленное на рис. 1.

Прибор состоит из двух цилиндров из нержавеющей стали — внешнего (диаметр 15.2, высота 15 см) (рис. 2, *1*) и внутреннего (диаметр 14.2, высота 14 см) (рис. 2, *2*). Внутренний цилиндр снизу заточен, а наверху имеется прозрачная крышка из оргстекла (рис. 2, *3*) и стакан (рис. 2, *4*), который ввинчивается в крышку. На дне внешнего цилиндра расположена кольцевая трубка с отверстиями (рис. 2, *5*) и внешним штуцером (рис. 2, *6а*) для ввода воздуха. Штуцеры для ввода (рис. 2, *6а*, *6б*) и отбора газов (рис. 2, *6в*) закрываются резиновыми пробками. Общий внутренний объем прибора 5 л.

Устройство работает следующим образом. Внутренний цилиндр без стакана врезается в почву на определенную глубину. Растения расправляются и выводятся наружу через отверстие в крышке, а затем накрываются стаканом, который ввинчивается в нее. Для того чтобы образец почвы не выпадал из цилиндра, штуцеры *6б* и *6в* закрываются резиновыми пробками. Затем цилиндр с почвой извлекается и помещается во внешний цилиндр, который герметично соединяется прижимными гайками (рис. 2, *7*) с внутренним цилиндром. Ацетилен и пропан вводятся через штуцер *6б*. Газы, поступая в стакан, вытесняют излишек воздуха через открытый штуцер на внешнем цилиндре и, таким образом, в системе создается нормальное давление. После введения газов верхний (*6б*) и нижний (*6а*) штуцеры закрываются и устройство помещается в почву на глубину вырезанного монолита.

Через 1—2 ч в случае со злаками и 0.5—1 ч — с бобовыми сосуд извлекается из почвы. К штуцеру внешнего цилиндра присоединяется шланг с резиновой камерой, наполненной воздухом в объеме, превышающем объем газа в почвенном образце. К штуцеру стакана крепится воздушный шарик. Затем давлением на камеру воздух медленно вводится внутрь устройства. За счет этой процедуры воздух равномерно поступает через трубку (рис. 2, *5*) в основание почвенного образца и выдувает образовавшийся этилен вместе с пропаном в стакан. Газовая проба отбирается шприцем из штуцера на крышке устройства. Поскольку внутрь прибора была введена дополнительная порция воздуха, то это разбавление газовой фазы необходимо учитывать в расчетах.

Перед отбором пробы необходимо обеспечить тщательное перемешивание газов внутри устройства. Это достигается путем встряхивания внутри стакана кусочка пенопласта и 5—6-кратной прокачки газов шприцем на 20 мл.

При полном извлечении этилена из почвы показатели нитрогеназной активности увеличивались у злаковых растений в 1.2 раза, у бобовых — в 1.5—4 раза (Романов, 1990).



Рис. 2. Прибор в разобраном виде.
Обозначения в тексте.

На точность расчетов по интенсивности азотфиксации большое влияние оказывает время экспозиции образца в ацетилене. Кроме того, при кратковременных экспозициях важно знать время начала редукции ацетилена. В отличие от почв Нечерноземной зоны, где корневая система и симбиотический аппарат бобовых распространяются на глубину до 25—30 см, и ацетилен проникает в клубеньки в течение 1—1.5 ч, в тундровой зоне гумусовый слой составляет всего лишь 5—12 см, где располагается и корневая система растений. Следовательно, этилен под колпаком может быть обнаружен значительно раньше.

Для изучения этого вопроса мы провели наблюдения на двух видах бобовых растений — мышином горошке и клевере луговом. Уже через 5 мин экспозиции в воздухе колпака был обнаружен этилен, а еще через 10 мин концентрация его увеличилась в 3 раза (см. таблицу).

Из данной таблицы следует, что после введения в сосуд ацетилена уже через 5 мин можно начать контроль за ростом концентрации этилена, а общую экспозицию снизить до 15 мин. Последнее имеет большое значение для минимизации нарушений физиологического состояния растений, помещенных в замкнутый сосуд.

В практике обычно применяются 2 способа эвакуации газов из сосуда в пенициллиновые флаконы. В первом случае флаконы предварительно вакуумируют путем 2—3-кратной откачки из них воздуха шприцем на 20 мм. Во-втором — флаконы перед использованием заполняют водой, и газ из шприца давлением вытесняет из них воду.

Количество фиксированного азота воздуха (мкг N_2/сосуд) в зависимости от времени экспозиции растений в ацетилене

Виды	Время, мин			
	0	5	10	15
Мышиный горошек	0	2.9	5.6	9.7
Клевер луговой	0	1.3	2.0	3.8

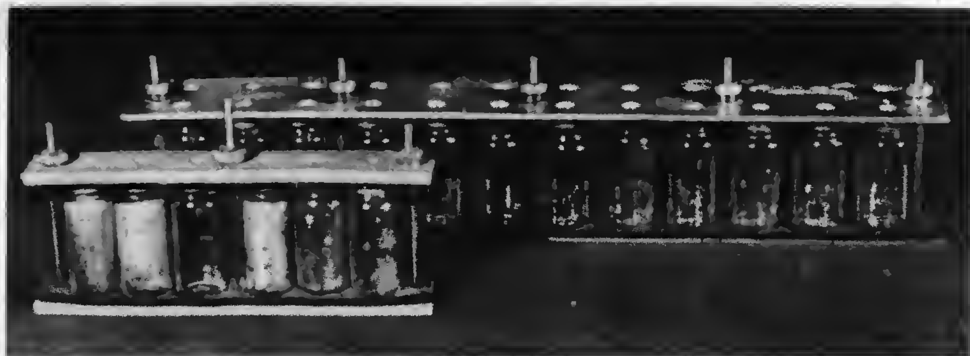


Рис. 3. Кассеты с пенициллиновыми флаконами.

В первом способе возможны следующие недостатки: 1) неполное вакуумирование флаконов, что может привести к неучитываемому разбавлению газовой пробы; 2) из-за частых проколов резиновых пробок во флаконах возможно нарушение герметичности, что может привести к утечке газов.

Вследствие указанных недостатков мы использовали и рекомендуем второй способ отбора проб в специально сконструированные для этой цели кассеты с размещенными в них флаконами (рис. 3).

Таким образом, использованная нами модификация диффузионного способа измерения активности биологической азотфиксации позволяет: 1) изучать интенсивность процесса в естественных температурных и световых условиях при минимальных нарушениях целостности системы «почва—растение»; 2) более полно учитывать количество образовавшегося этилена; 3) повысить экспрессность метода; 4) обеспечить надежность отбора и хранения газовых проб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкогон В. В. Способ определения активности азотфиксации в почве // Микробиол. журн., 1984. № 2. С. 89—91.

Егоров В. И. Модификация ацетиленового метода определения азотфиксирующей активности почв в полевых условиях // Микробиология. 1979. Т. 47. Вып. 3. С. 561—564.

Посыпанов Г. С. Методические аспекты изучения симбиотического аппарата бобовых культур в полевых условиях // Изв. ТСХА. 1983. Вып. 5. С. 17—26.

Романов Г. Г. Способ определения активности биологической фиксации молекулярного азота в почве: А.с. № 1592777 (СССР) // БИ. 1990. № 34.

Умаров М. М. Ацетиленовый метод изучения азотфиксации в почвенно-микробиологических исследованиях // Почвоведение. 1976. № 11. С. 92—95.

Умаров М. М. Ассоциативная азотфиксация. М., 1986. 132 с.

Умаров М. М., Кононков Ф. П., Куракова Н. Р., Зуева Л. А. Методы изучения азотфиксации и денитрификации в почве // Микроорганизмы как компоненты биогеоценоза. М., 1984. С. 107—119.

Balandreau J., Dommergues V. New method of assaying nitrogenase activity in the field // Bull. Ecol. Res. Comm. (Stockholm). 1973. N 17. P. 247—253.

Dart P. J., Harris D., Day J. M. Nitrogen fixation associated with the roots of tropical grasses // Rep. Rothamsted experim. Station for 1972. 1973. Pt. 1. P. 87—88.

Hardy R. W. F., Burns R. S., Holsten B. D. Application of the acetylene-ethylene assay for measurement of nitrogen fixation // Soil Biol. Biochem. 1973. Vol. 5. N 1. P. 47—83.

Stutz R. C., Bliss L. C. Nitrogen fixation in soils of Truelove Lowland, Devon Island, Northwest Territories // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. N 14. P. 1387—1399.

Институт биологии
Коми научного центра УРО РАН
Сыктывкар

Получено 24 II 1994

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:581.5

Структура горных фитоценотических систем Субарктики / Под ред. Б. Н. Норина. СПб.: Наука, 1995. 200 с.

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (A REVIEW) THE STRUCTURE OF THE MOUNTAIN PHYTOCOENOTIC SYSTEMS OF THE SUBARCTIC. ED. B. N. NORIN. ST. PETERSBURG, 1995

Рассматриваемая монография является продолжением ранее опубликованной книги «Горные фитоценотические системы Субарктики» (1986)[1] и тоже написана по результатам работ, выполненных в 1978—1984 гг. сотрудниками Первой полярной комплексной экспедиции. В ее состав входил большой коллектив специалистов (фитоценологов, флористов (включая биологов, лихенологов, альгологов), микологов, почвоведов, геоморфологов, климатологов), которые исследовали северо-западную часть плато Путорана (северную часть Среднесибирского плоскогорья).

В книге 4 главы.

Глава 1 «Строение растительного покрова горной среднесибирской Субарктики» (Б. Н. Норин, Л. И. Китсинг, П. И. Швец) посвящена характеристике вертикальной поясности изученного региона и климату, который определяет закономерности дифференциации растительности вдоль высотного градиента. В главе приведена карта, где показана дифференциация растительности на лесной, подгольцовый и гольцовый пояса; легенда к карте содержит 20 номеров.

Глава 2 «Сезонное развитие, запасы фитомассы, продуктивность растительных группировок и процессы разложения в них органического материала в горной Субарктике» (разделы «Сезонное развитие растительных группировок», «Запасы фитомассы и продуктивность растительных группировок», Н. М. Деева; «Строение и масса корневых систем древесных пород», В. Т. Ярмишко, В. А. Демьянов; «Процессы разложения органического материала», И. В. Степанова; «Выводы», Б. Н. Норин) содержит результаты стационарного изучения сообществ района исследования.

Б. Н. Норин формулирует наиболее общие особенности изученных сообществ: фенологическое развитие их ускорено, и даже в наиболее комфортных условиях длина вегетационного периода не превышает 3.5 месяцев. Запасы фитомассы по ряду от лесных сообществ к тундровым убывают в 10 раз. Изученные объекты имеют столь сложную пространственную структуру, что микрогруппировки одного сообщества могут различаться по параметрам функции, состава и структуры больше, чем микрогруппировки разных сообществ.

Доминанты имеют достаточно широкую амплитуду по градиентам условий; их средообразующая роль, коррелирующая с мощностью развития надземной фитомассы и корневой системы, также изменяется в широких пределах. Радиус распространения основной массы корней у *Larix gmelinii*, к примеру, изменяется по ряду «лесные сообщества—редколесья—редины» от 7 до 3 м. Соответственно уменьшаются размер фитогенных полей и эдификаторный потенциал доминанта.

В главе 3 «Взаимоотношения растений в элементарных фитоценотических системах горной Субарктики» (разделы «Развитие понятия о фитогенных полях расте-

[1] Цитируемые авторами книги источники в библиографию к рецензии не включены.

ний», «Фитогенные поля древесных пород», «Фитогенные поля ольхи кустарниковой и березки карликовой», В. А. Демьянов; «Распределение почвенных водорослей в фитогенных полях древесных пород», Н. В. Сдобникова; «Распределение грибов микромицетов в фитогенных полях древесных пород», И. В. Степанова) авторы подчеркивают широкую вариацию размеров фитогенного поля (вплоть до нескольких сантиметров у трав) и его внутреннюю неоднородность. Убывание влияния растения в пределах этого поля происходит по градиенту «центр—периферия», но этот градиент у трав может быть практически не выражен. Внутри фитогенного поля условно выделяются два концентрических контура, причем внешний контур, как подчеркивают авторы, границ не имеет.

При изучении фитогенных полей вокруг доминантов(*Betula pubescens*, *B. nana*, *Larix gmelinii*, *Alnus fruticosa* (*Duschekia fruticosa*)) рассчитывался квадрат корреляционного отношения для пар видов в разных частях фитогенного поля и соответственно строились линии регрессии зависимости покрытия у пар видов. Во многих случаях различия уровня связи у пары видов в разных частях фитогенного поля достоверны.

Глава 4 «Структура и динамика фитоценотических систем горной Субарктики» самая большая по объему; она имеет трехступенчатую структуру и наиболее насыщена теоретическими положениями (4.1. Принципы организации фитоценотических систем; 4.2. Формирование фитоценотических систем на каменных осыпях, 4.2.1. Уровни организации растительных группировок на каменных осыпях, 4.2.2. Стадии сукцессий растительности на каменных осыпях, Б. Н. Норин; 4.3. Формирование фитоценотических систем в горных тундрах, 4.3.1. Уровни организации растительных группировок горных тундр, Б. Н. Норин, С. А. Частухина, Л. И. Китсинг, 4.3.2. Микросукцессии растительности куртин в горных куртинных дриадовых тундрах, С. А. Частухина; 4.4. Формирование горных лесных фитоценотических систем, 4.4.1. Эдификаторная роль древесных пород, В. А. Демьянов, 4.4.2. Уровни организации лесных растительных группировок, Б. Н. Норин, Л. И. Китсинг).

В основу главы положена последовательная система представлений о растительности как пространственной иерархии достаточно целостных и дискретных ценотических систем от уровня ценоячейки до фитоценоза, которые организованы режимом фитоценотических отношений, и в первую очередь эдификаторами. Внешней среде отводится роль достаточно пассивного фильтра для отбора растений. Эти представления были не раз опубликованы Б. Н. Нориным (1980 а, б, 1987 а—в) и служили объектом дискуссий (Миркин, 1985, 1989). В этих публикациях было сформулировано отношение ко многим представлениям Норина как к спорным. Но критические замечания не были им восприняты, хотя стиль изложения концепции в новом варианте более мягкий, без полемического пыла, который был присущ ранее опубликованным работам.

«Материальным централизованным системам», имеющим единое фитоценотическое поле, сформированное эдификатором, противопоставлены агрегации как первые стадии становления растительного сообщества. Переходными между этими формами организации являются «децентрализованные фитоценотические системы», в которых уже имеются ценоячейки, или кономы, но они разнородны по составу и не попадают под влияние связующего их единого полога эдификатора.

Норин поясняет, что в его (в отличие от В. Н. Сукачева) понимании эдификатор — это вовсе не обязательно такой ценотически сильный вид, как ель или бук. Среди эдификаторов, следовательно, могут быть и ценотически слабые виды, которые в большей мере влияют на прочие компоненты сообщества.

«Системно-фитоценотическая часть» концепции Норина, таким образом, представляет собой «рафинированное» изложение холизма и детерминизма как антиномии абсолютным редукционизму и континуализму. Истина, как известно, лежит между полюсами, и потому поляризация взглядов для ее поиска полезна.

Другая часть концепции Норина позволяет выстроить различные ансамбли видов в последовательность «фитоценологической прогрессии» от экотопических неустой-

чивых агрегаций через децентрализованные фитоценозы к централизованным и вызывает меньше возражений. В конце концов дело исследователей рассматривать эти стадии «прогрессии» в рамках широкого понимания фитоценозов или понимать фитоценоз узко и вводить дополнительные термины. Рецензенты придерживаются прагматического взгляда на понимание фитоценоза, в рамках которого рассматривают разные типы фитоценоза с разными моделями организации (Mirkin, 1994; Наумова, 1995).

В этом случае отпадают дискуссии о том, являются ли «дофитоценотические» образования объектами фитоценологии, или нет. Сужая круг объектов фитоценологии, авторы, очевидно, попадают в ловушку собственной логики: все формы организации растительного покрова плато Путорана все-таки изучали фитоценологи (в составе их коллектива не было ни одного агреголога!).

Однако схема трех (с подразделением их в конкретных случаях на большее число ступеней) уровней организации растительного покрова в условиях исследованного объекта оказывается достаточно удобной. Авторы приводят уникальные по тщательности регистрации и массовости материалы по характеристике фитохорий на градиенте «прогрессии» от агрегации до централизованных фитоценотических систем для сукцессии зарастания каменных осыпей, процессов формирования фитоценозов в горных тундрах, при разрастании дернин дриады. В первом случае различаются четыре, во втором — шесть, а в третьем — восемь градаций «прогрессии»!

Общая оценка книги, несмотря на несогласие рецензентов со многими теоретическими положениями Б. Н. Норина, высокая. Книга уникальна по полноте характеристики изученных объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М. Еще раз об организмизме в фитоценологии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 3—13.

Наумова Л. Г. Основы фитоценологии. Уфа, 1995. 238.

Норин Б. Н. Растительное сообщество как система // Бот. журн. 1980а. Т. 75. № 4. С. 478—485.

Норин Б. Н. Фитоценотическая организация некоторых типов растительного покрова Крайнего Севера // Бот. журн. 1980б. Т. 75. № 11. С. 1531—1543.

Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система. Ценотические отношения. Фитогенное поле // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 9. С. 1161—1174.

Норин Б. Н. Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 10. С. 1297—1309.

Норин Б. Н. Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность и растительный покров — дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987в. Т. 72. № 11. С. 1427—1435.

Mirkin B. M. Which plant communities do exist? // J. Veget. Sci.1994. Vol. 5. N 2. P. 283—284.

Башкирский государственный
университет
Уфа

Получено 5 XII 1995

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

Обзорные статьи

Орнгинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

История науки

Потери науки

Юбилеи и даты

Критика и библиография

Хроника

В Русском ботаническом обществе

Пнсьма в Редакцию

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the Russian Botanical Society. Its main tack is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Russian and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in English. The instructions to authors are also presented.

«Ботанический журнал» является печатным органом Русского ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает в себя следующие разделы.

Обзорные статьи.

Оригинальные статьи.

Сообщения.

Систематические обзоры и новые таксоны.

Флористические находки.

Охрана растительного мира.

Методика ботанических исследований.

Числа хромосом.

История науки.

Юбилеи и даты.

Потери науки.

Критика и библиография.

Ботанические путешествия.

Хроника.

В Русском ботаническом обществе (информация о деятельности РБО).

Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать:

а) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);

б) членство в РБО (номер членского билета);

в) специальность, ученую степень и звание;

г) адрес и телефон;

д) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

Примечание. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными далее правилами.

1. В редакцию представлять 2 экземпляра статьи, напечатанной через 2 интервала на пишущей машинке с крупным (стандартным) шрифтом и черной лентой на одной стороне нескрепленных листов писчей бумаги формата А4. Оттиски шрифта на бумаге должны быть четкими. Поля сверху, снизу и слева — 3 см. Статья, отпечатанная на компьютере, должна отвечать тем же требованиям.

2. Объем статей не должен превышать (при условии длины строки — не более 65 печ. знаков и числа строк на листе — не более 30): для обзорных — 25 стр. машинописного текста; для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; для статей, помещаемых в разделы «Критика и библиография», «Юбилеи и даты», «Потери науки», «В Русском ботаническом обществе» и «Хроника», — не более 5—6 стр. В этот объем входят таблицы, литература и подписи под рисунками (текстовыми и вклейками). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. Статьи с материалами о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) рассматриваются только при присылке типа или изотипа этих таксонов. Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Примечание. Гербарные образцы следует высылать либо в редакцию Ботанического журнала, либо в Ботанический институт им. В. Л. Комарова на имя Ю. Л. Меницкого с пометкой «Для Ботанического журнала».

4. Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский (для палеоботанических работ диагноз может быть представлен либо на латинском, либо на английском языке) и русский тексты описаний новых таксонов.

Примечание. В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза для описания.

5. Статьи должны быть правильно оформлены.

А. Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на англ. яз.
5. Аннотация (не более 15 строк м. п.).
6. Собственно текст статьи. [Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы].
7. Список литературы (с новой страницы).
8. Наименование учреждения, в котором была выполнена работа, и город, где оно находится.
9. Подпись автора (авторов).
10. Подписи к рисункам и таблицам-вклейкам (на отдельной странице).
11. Резюме на англ. яз.[1] (на отдельной странице).

Б. Оформление текста

1. Вся разметка в статье, а именно выделение курсива, разрядки и т. п., делается от руки карандашом. Курсив в статье выделяют волнистой линией снизу, разрядку — штриховой линией снизу. Римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении не ставить кавычек, а повторить цифры.

В сомнительных случаях обязательно следует отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, $\overline{\overline{o}}$ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать; 3 — цифра три, $\underline{\underline{3}}$ — прописная буква).

[1] Если статья будет публиковаться на англ. яз., то п. 2, 3, 5—10 должны быть представлены на англ. яз., п. 4, 11 — на русском.

Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснить на полях.

2. Рисунки и текстовые таблицы следует нумеровать арабскими цифрами в порядке первого упоминания и писать сокращенно: рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 в круглых скобках или в общем контексте, на полях статьи делать разметку расстановки рисунков и таблиц (рис. 1, табл. 2 и т. д.). Фотографии, помещаемые в тексте, обозначать как рисунки; помещаемые на вклейках — римскими цифрами (табл. I, табл. II и т. д.) и так же писать в тексте (в подписях — таблица I).

Если рисунок один или таблица одна, то в тексте писать: см. рисунок, см. таблицу (если таблица текстовая), см. таблицу-вклейку (если это вклейка).

3. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на машинке; авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

4. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов следует приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

5. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

6. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

7. Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)», 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1901)», 3) в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)»; для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)».

Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: (Schnaft, 1931; Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; Сравнительная..., 1990). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

В. Оформление «Списка литературы»

Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы». Каждая литературная ссылка начинается с абзаца.

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и других языках (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — напечатанные на английском, французском и других языках (латиницей). Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора (или авторов) ставятся после фамилий; если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: (1990а, б) — для отечественных работ и (1960a, b) — для иностранных.

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилии автора, ини-

циалы, заглавие статьи, название журнала (в принятом сокращении), год, том, выпуск (или номер) (арабскими цифрами), страницы (первая—последняя).

Например:

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Hedge I. C., Lamond J. M. Studies in the flora Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161.

Для книг приводятся фамилия автора, инициалы, полное название книги, место издания (город), год издания, общее число страниц.

Например:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Cronquist A. The ecolution and classification of flovering plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Ссылки на отдельные статьи из Трудов, Тезисов и коллективных монографий даются так:

Пылаев И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка Campanulaneae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

Г. Оформление текстовых таблиц

Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковый номер, который ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается (табл. 2).

Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Д. Оформление иллюстраций

Формат иллюстрации не должен превышать 28 × 38 см. На обратной стороне каждой иллюстрации следует указать простым мягким карандашом, без продавливания:

а) фамилию автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге; все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

Редакция высылает автору оттиск набранной статьи, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена в редакцию. Неполучение или несвоевременное получение авторской правки не приостанавливает печатания статьи. Изменения и дополнения против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только опечатки.

Статьи, представленные с несоблюдением «Правил», будут возвращаться авторам.

Редакция высылает автору 5 экземпляров оттисков опубликованной статьи.

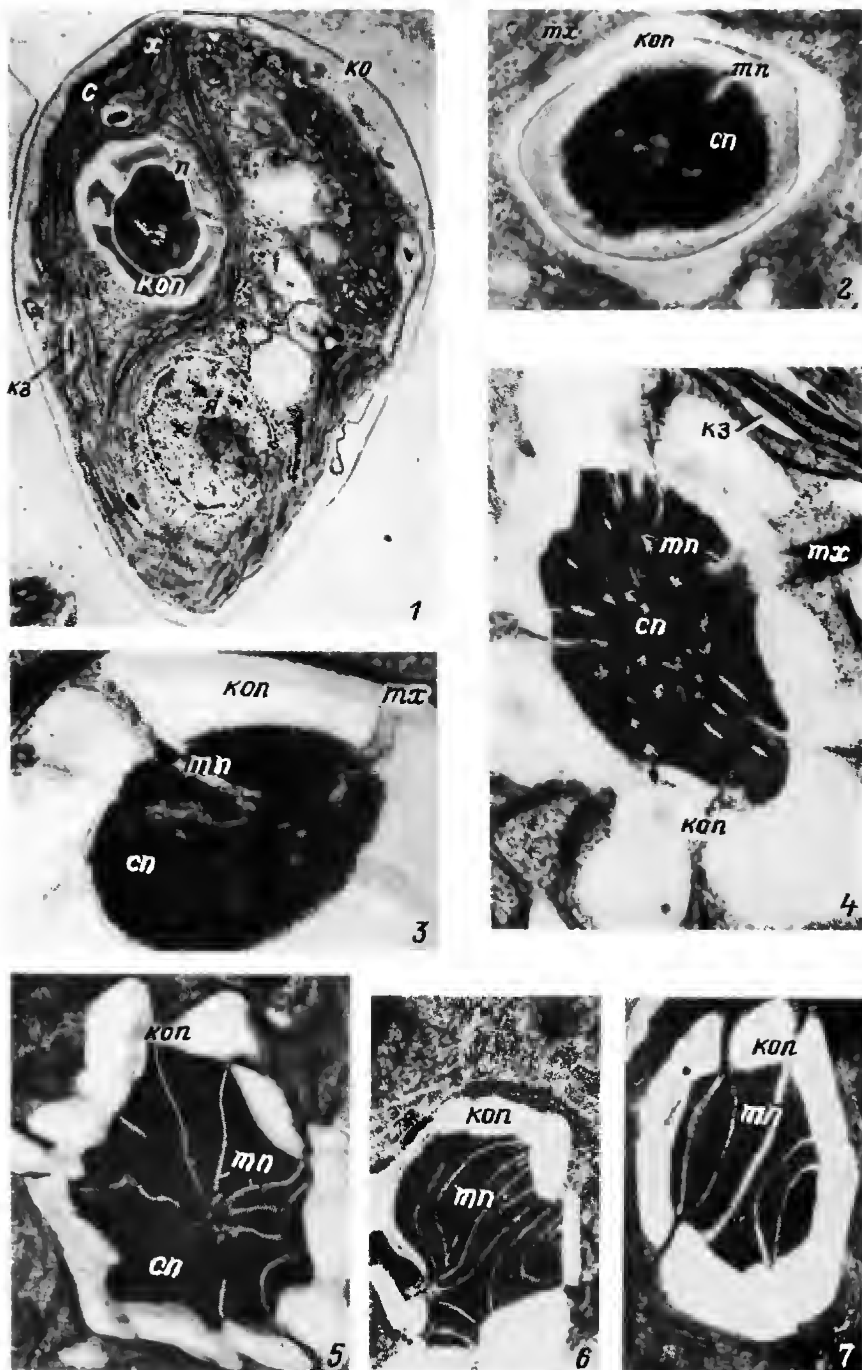


Таблица I. Пиреноиды видов *Chlamydomonas* с трубчатыми и уплощенными тилакоидами.

1 — *C. minutissima* (локализация пиреноида в вегетативной клетке, ×10 000); *2* — *C. gloeophila* var. *irregularis* (×16 000); *3* — *C. asymmetrica* (фрагмент, ×35 000); *4* — *C. gelatinosa* (×14 000); *5* — *C. radiata* (×14 000); *6, 7* — *C. pyrenoidosa* (*6* — ×17 500, *7* — ×15 500). *кз* — крахмальное зерно, *ко* — клеточная оболочка, *коп* — крахмальная обкладка пиреноида, *п* — пиреноид, *с* — стигма, *сп* — строма пиреноида, *mп* — тилакоиды пиреноида, *mх* — тилакоиды хлоропласта, *х* — хлоропласт, *я* — ядро.

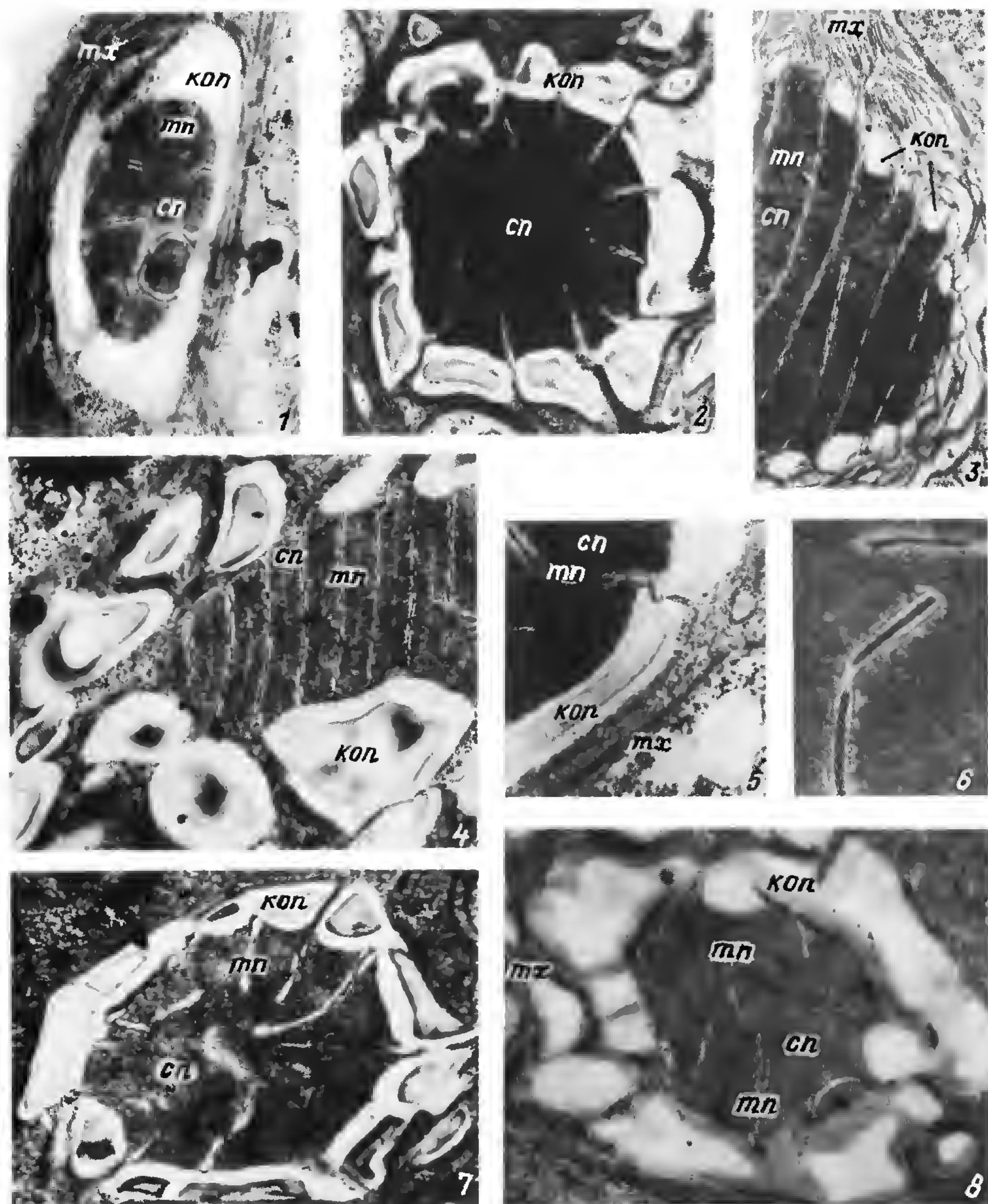


Таблица. II. Пиреноиды видов *Chlamydomonas* с уплощенными тилакоидами в пачках.

1 — *C. aculeata* (×10 000); *2* — *C. pseudopertusa* (×12 000); *3* — *C. pseudomacrostigma* (фрагмент, ×13 000); *4* — *C. proboscigera* var. *conferta* (фрагмент, ×26 400); *5, 6* — *C. elliptica* var. *britannica* (фрагменты. *5* — ×40 000, *6* — ×80 000); *7* — *C. noctigama* var. *ellipsoidea* (×17 500); *8* — *C. noctigama* var. *noctigama* (×20 400).

Остальные обозначения те же, что и на табл. I.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1996. VOL. 81. N 12)

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(Ботанический журнал. 1996. Т. 81. № 12)